

**На правах рукописи**

**Фесенко Алексей Николаевич**

**НОВЫЕ МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ ГРЕЧИХИ**  
**(*Fagopyrum esculentum* Moench.)**

Специальность 06.01.05 – Селекция и семеноводство

**АВТОРЕФЕРАТ**  
**диссертации на соискание ученой степени**  
**доктора биологических наук**

Санкт-Петербург - 2009

Диссертационная работа выполнена в 1995...2008 гг. в Государственном научном учреждении Всероссийский научно-исследовательский институт зернобобовых и крупяных культур Россельхозакадемии

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук  
Рожмина Татьяна Александровна

доктор биологических наук  
Ежова Татьяна Анатольевна

доктор сельскохозяйственных наук  
Иванов Михаил Васильевич

**Ведущая организация:** ГНУ «Татарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства» Россельхозакадемии (г. Казань)

Защита состоится «25» декабря 2009 г. в 11 часов на заседании диссертационного совета при ГНУ ГНЦ РФ «Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова» Россельхозакадемии по адресу: 190000 г. Санкт-Петербург, ул. Б.Морская, 42-44.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ГНУ ГНЦ РФ «Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова».

С авторефератом можно ознакомиться на сайте ВАК и [vir.nw.ru](http://vir.nw.ru)

Автореферат разослан «11» ноября 2009 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук

Гаврилова Вера Алексеевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Гречиха – одна из важнейших крупяных культур России, занимающая площади более 1 млн га. Уровень её урожайности существенно ниже, чем у других зерновых культур. Причина этого – биологические особенности культуры (склонность к израстанию на высокоплодородных агрофонах, растянутость цветения, недружное созревание посева). Установлено, что преодоление этих недостатков требует реконструкции защитно-приспособительного комплекса вида (Фесенко Н.В. с соавт., 2006). Решение этой задачи требует расширения арсенала методов селекционной работы с культурой: поиска новых фенотипов для отбора, характеризующих адаптивные и продукционные свойства растений и сортовых популяций, существенного расширения генетического разнообразия культуры, внедрения элементов самоопыления в селекционный процесс для повышения его эффективности.

**Цель и задачи исследований.** Целью проведённой работы явилась разработка теоретических основ новых методов селекции гречихи: морфогенетического метода, а также межвидовой гибридизации и инбридинга.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- Проанализировать роль морфогенетических процессов в экологической адаптации гречихи
- Изучить влияние мутаций, контролирующих морфогенез побегов, на архитектуру, продуктивность и толерантность к загущению растений гречихи индетерминантного и детерминантного морфотипов.
- Оценить влияние архитектуры на урожайные и адаптивные свойства сортов гречихи.
- Изучить возможности использования вида *Fagopyrum homotropicum* Ohnishi в качестве донора самофертильности и устойчивости к инбредной депрессии для перекрестноопыляющейся культурной гречихи.
- Определить особенности формообразовательного процесса при самоопылении межвидовых гибридов и выделить новые перспективные для селекции мутантные формы.
- Изучить продуктивность гомостильных популяций и сортолинейных гибридов гречихи.
- Разработать приёмы использования самоопыления для создания новых высокоурожайных сортов гречихи.

### **Основные положения, выносимые на защиту**

Метамерийная архитектура является системным критерием, характеризующим адаптивные и продукционные особенности растений и сортов гречихи. Для её описания предложен интегральный показатель – метамерийная формула растения (сорта).

Успех в селекции сортов гречихи индетерминантного и детерминантного морфотипа связан с оптимизацией архитектуры растений при увеличении потенциала ветвления растений.

Межвидовая гибридизация является эффективным методом расширения генетического разнообразия гречихи, получения новых мутантных форм и обеспечивает в сочетании с инбридингом получение благоприятных комплексов генов, обеспечивающих повышение устойчивости к инбредной депрессии и формирование длительно проявляющегося гетерозиса при скрещиваниях.

### **Научная новизна работы**

На примере гречихи предложен интегральный показатель, характеризующий растение как целостную, функциональную, динамическую систему, способную к саморазвитию и самовоспроизведению – метамерийная архитектура растения (сорта), которая характеризует ритм формирования, количество, размеры и пространственное размещение метамеров растения. Ключевым показателем, характеризующим адаптивные и продукционные возможности сортов гречихи, является среднее число вегетативных узлов на растениях (потенциал ветвления) сорта.

Обоснована методика селекции гречихи на повышенную урожайность путем формирования популяций с заданной архитектурой растений.

Впервые дана оценка реакции комплекса хозяйственно ценных признаков гречихи на глубокий инбридинг. Показан необычный характер формообразовательного процесса при самоопылении межвидовых гибридов гречихи, выделена группа неизвестных ранее мутаций. Впервые установлено, что конкуренция завязей за ассимиляты не зависит от степени гомозиготности их генотипа, что позволило разработать метод массовой селекции гречихи на повышение устойчивости к инбридингу. Экспериментально обоснована возможность объединения при инбридинге в одном генотипе комплекса благоприятных аллелей, обеспечивающих не только повышенную устойчивость к инбредной депрессии, но и формирование длительно сохраняющегося гетерозиса при скрещиваниях.

### **Научная и практическая ценность работы**

Экспериментально обоснован принципиально новый системный морфогенетический подход, создающий предпосылки для перехода технологии селекции от «вероятностного» отбора наиболее продуктивных фенотипов к планомерному «конструированию» высокоурожайных популяций.

Показана возможность использования вида *Fagopyrum homotropicum Ohnishi* в качестве донора пониженной ремонтантности, самофертильности и устойчивости к инбредной депрессии для перекрестноопыляющейся культурной гречихи

Показана эффективность использования самоопыления в селекции на повышение уборочного индекса.

Выделены новые мутации, перспективные для селекции сортов гречихи со сниженной ремонтантностью и повышенной устойчивостью к осыпанию зерна.

Созданные с участием автора среднеспелые сорта Девятка и Диалог районированы в 4 регионах России. Ультраскороспелый сорт для занятых паров Темп проходит Государственное сортоиспытание.

## **Публикации и апробация работы**

По материалам диссертации опубликовано 65 работ.

Основные результаты исследований докладывались на Международном симпозиуме «Физиолого-химические основы физиологии растений (Пушино, 1996), VII (Manitoba, Canada, 1998) VIII (Chunchon, Korea, 2001), IX (Prague, Czech Republic, 2004), X (Yangling, China, 2007) Международных симпозиумах по гречихе, Международной конференции, посвященной 90-летию основания института растениеводства им. В.Я.Юрьева (Харьков, 1999), Международной конференции «Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines» (Новосибирск, 2001), Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы развития прикладных исследований и пути повышения их эффективности в сельскохозяйственном производстве» (Казань, 2001), Международном форуме по проблемам науки, техники и образования (Москва, 2002), II (Санкт-Петербург, 2000), IV и V (Москва, 2004, 2009) съездах Вавиловского общества генетиков и селекционеров, Второй конференции Московского общества генетиков и селекционеров (Москва, 2003), Научно-практической конференции «Научное обеспечение производства продовольственного зерна, зернофуражных, крупяных культур и кормового белка» (Зерноград, 2003), VIII съезде Молдавского общества генетиков и селекционеров (Chisinau, Republica Moldova, 2005), IX конференции молодых ботаников (Санкт-Петербург, 2006), II съезде Европейского общества эволюционной биологии (Ghent, Belgium, 2008).

## **Структура и объем диссертации.**

Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов, практических рекомендаций для селекции и семеноводства и приложений. Общий объем диссертации 250 страниц, включая 131 таблицу и 5 рисунков. Список использованной литературы включает 448 источников, в т.ч. 201 на иностранных языках.

## **МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

Исследования проводили на опытном поле лаб. селекции гречихи ВНИИ зернобобовых и крупяных культур (г. Орёл).

Материалом для изучения послужили следующие среднеспелые сорта, в разное время районированные в Орловской области:

- Богатырь – сорт индетерминантного морфотипа, типичный представитель среднерусского экотипа. Первый селекционный сорт гречихи.
- Молва – сорт индетерминантного морфотипа с ограниченным ветвлением ветвей первого порядка (мутантный аллель *lsb*).
- Баллада – сорт индетерминантного морфотипа с ограниченным ветвлением ветвей первого порядка (мутантный аллель *lsb*).
- Дикуль – сорт детерминантного морфотипа (мутантный аллель *d*) с уменьшенными размерами листа.
- Деметра – сорт детерминантного крупнолистного морфотипа.

- Казанская 3 – сорт индетерминантного «краснострелецкого» морфотипа (крупноплодный, дружносозревающий, с физиологически детерминированным ростом).

Для изучения влияния развития зоны ветвления ветвей на урожайность детерминантных морфотипов гречихи были созданы популяции с различной долей ограниченно ветвящихся растений: 1. из сорта Дикуль (полученные популяции получили название ДОВ – Дикуль ограниченно ветвящийся). 2. из гибрида Дикуль х Дикуль- ККГ (полученные популяции получили название ДМ – Дикуль модифицированный). Индекс после аббревиатуры обозначает число проведенных отборов на увеличение доли ограниченно ветвящихся растений.

В опытах по изучению влияния развития зоны плодообразования стебля на урожайность детерминантных морфотипов гречихи был использован высокоурожайный перспективный сорт Даша, созданный отбором на повышенное число генеративных узлов на стебле.

Вид *F.homotropicum* был представлен образцом С9139 (Kunming, Yunnan) из коллекции университета Киото. Для облегчения использования полученных рекомбинантов в селекции образцы *F.esculentum* скрещивали с неосыпающейся линией Гд-11 гибридного происхождения (*F.esculentum* х С9139 *F.homotropicum*), гомозиготной по гену гомостилии *F.homotropicum*, не сцепленному с доминантным аллелем *SHT* (осыпаемость плодов).

Контролем (или альтернативой как донор гомостилии) служила давно используемая гомостильная длинностолбчатая форма Гд1, выделенная Ф.Е.Замяткиным (1971).

В качестве исходного материала для самоопыления были взяты гомостильные самофертильные растения гречихи гибридного происхождения с различной условной долей зародышевой плазмы *F.esculentum* (от 50 до 100%) и *F.homotropicum* (от 0 до 50%) в геноме:

- популяция 1 - внутривидовой гибрид F2 (100% зародышевой плазмы *F.esculentum*) между сортом Молва и гомостильной формой Гд1;
- популяция 2 - межвидовой гибрид F2, между гибридом F1 (*Fagopyrum esculentum* × *F. homotropicum*) (50% зародышевой плазмы *F.esculentum*);
- популяция 3 - межвидовой гибрид BC1 (*Fagopyrum esculentum* × *F. homotropicum*) (75% зародышевой плазмы *F.esculentum*);
- популяция 4 - межвидовой гибрид BC3 (*Fagopyrum esculentum* × *F. homotropicum*) (94% зародышевой плазмы *F.esculentum*);
- популяция 5 – гибрид четырех наиболее продуктивных линий I6, выделенных при анализе инбредных линий, заложенных из популяции 4.

Популяции 1, 4, 5 имеют фенотипы в границах изменчивости *F.esculentum*, адаптированные к выращиванию в Орле.

Испытание урожайности популяций гречихи проводили по методике конкурсного сортоиспытания. Учетная площадь делянки 10 м<sup>2</sup>, повторность 10-кратная, учет урожая поделяночный сплошной. Количество всходов, расте-

ний, выживших к моменту уборки, биомассу и  $K_{\text{хоз}}$  растений определяли на 5 пробных площадках общей площадью 1 м<sup>2</sup>.

В процессе вегетации определяли продолжительность вегетативного (всходы – цветение), генеративного (цветение – уборочная спелость) и вегетационного (всходы – уборочная спелость) периодов.

Продуктивность растений изучали в условиях рядового посева с нормой высева 3 млн (производственный посев) и 1,5 млн (разреженный посев) всхожих зерен на га - данные нормы высева соответствуют принятым в производстве для рядового и широкорядного посева, соответственно.

Для определения динамики формирования урожая растения убирали в два срока: в конце первой половины периода налива (спустя 30 дней после зацветания сорта, в тексте принято обозначение «Ц+30») и в фазе уборочной спелости. Такое разделение генеративного периода связано с тем, что период налива плода ограничен строгими временными рамками (20 - 22 дня). Таким образом, в фазе «Ц+30» завершается налив плодов, завязавшихся на протяжении первой декады цветения. Уборочный индекс растений в эту фазу характеризует энергию плодообразования растений (или сорта).

Морфологический анализ растений проводили в условиях широкорядного посева (30 x 10см) в соответствии с принятой методикой (Фесенко Н.В., 1983): на стебле и ветвях выделяли зону ветвления (включающую вегетативные узлы) и зону плодообразования (включающую генеративные узлы).

Для характеристики архитектоники вегетативной системы сортов определяли число вегетативных узлов на стебле, ветвях первого порядка В1, В2 и т.д. (соответственно, первой, второй и т.д. ветвях; счет ветвей сверху вниз). По результатам анализа рассчитывали метамерийную формулу сорта (средневзвешенное число узлов на стебле и ветвях первого порядка): Стебель+В1+В2+В3...В7.

Сортовые особенности динамики цветения оценивали по структуре потенциала ремонтантности сорта – проценту цветков, открывшихся за эффективный период цветения (то есть цветков, способных сформировать плоды к моменту уборки). У гречихи этот период завершается за 20 дней до среднего многолетнего срока уборки гречихи (в регионе г.Орел – 15 августа).

Самоопыление проводили биологическим методом (Фесенко Н.Н., Фесенко Н.В., Лохматова В.Е., 1995). Продуктивность инбредных линий изучалась в полевых условиях. Норма высева 20 зерен на делянку, густота стояния растений 10 x 30см, повторность двукратная. Контролем служили растения исходных гибридных популяций. Морфологический анализ растений проводили по стандартной методике (Фесенко Н.В., 1983) на живых растениях. В качестве критерия развития листовой поверхности использовали площадь наиболее крупного листа, которая тесно коррелирует с общей площадью листьев на растении (Фесенко М.А., 1997).

Степень инбредной депрессии признаков ( $\delta$ ) вычисляли по формуле  $\delta = 1 - w_s/w_o$ , где  $w_s$  - значение признака у самоопыленной линии,  $w_o$  - значение признака у растений исходной гибридной популяции; кумулятивную инбредную депрессию рассчитывали как производную депрессии полевой всхоже-

сти семян, выживаемости растений к уборке и продуктивности (Husband B.C., Schemske D.W., 1996).

Электронно-микроскопические исследования мутантных форм гречихи проводили совместно с сотрудниками кафедры генетики биологического факультета МГУ Пениным А.А. и Логачевой М.Д. с использованием оборудования биофака МГУ.

## 1. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ГРЕЧИХИ ПОСЕВНОЙ К УСЛОВИЯМ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ ЕЁ АРЕАЛА.

Восточная часть европейского континента является вторичным ареалом гречихи *F.esculentum* Moench. Формирование локальных популяций, высевавшихся в различных регионах этого ареала, протекало под воздействием естественного отбора при минимальном вмешательстве человека. Это обстоятельство позволяет выявить роль тех факторов и механизмов адаптации культуры, которые в наибольшей степени характерны для вида, что важно для совершенствования методики его селекции.

Изучение локальных популяций гречихи показало, что при продвижении с юга на север значительно сократилась продолжительность как вегетативного (всходы – начало цветения), так и в целом вегетационного периода (табл. 1) за счет накопления более скороспелых морфотипов в популяциях: среднее число узлов в зоне ветвления стебля (ЗВС) сократилось с 5,5 (Украина) до 3,4 (Северо-Западный регион), вегетативных узлов (ВУ) на растении в целом (на стебле и ветвях первого порядка) - с 17,5 до 8,6 (табл. 1).

Таблица 1 - Морфогенетические особенности локальных популяций восточноевропейской части ареала гречихи\*

Регион	Среднее число вегетативных узлов		Доля ОВ** растений в популяциях, %	Средняя продолжительность периода, сут	
	на стебле	на растении		вегетативного	вегетационного
Украина	5,5	17,5	5,2	33,0	97,2
Центральный	4,5	12,6	6,8	31,0	79,3
Белоруссия	3,8	10,0	14,1	29,6	73,8
Поволжье	3,7	9,4	21,9	30,0	71,7
Северо-Западный	3,4	8,6	15,1	28,3	68,5

\* изучено 14 локальных популяций из Украины, 8 – Поволжья, 5 – Центрального региона, 8 – из Белоруссии, 8 – Северо-Западного региона.

\*\*ОВ – ограниченно ветвящиеся растения (с полной или частичной редукцией зоны ветвления на верхних ветвях)



Характерной особенностью всех локальных популяций является наличие в популяции группы ЗВС-морфотипов с различной адаптивной ролью (ЗВС-системы) (табл. 2). Количественно преобладающие в популяции (модальные) ЗВС-морфотипы характеризуют адаптивную «норму» популяции – её приспособленность к местообитанию. Они составляют адаптивное ядро популяции.

Одновременно в популяции обязательно присутствует незначительное количество ЗВС-морфотипов, занимающих крайние места в общем ЗВС-ряду. Они играют «страховую» роль на случай резких изменений среды и становятся адаптивным ядром популяции в новой обстановке (обеспечивают приспособляемость популяции к изменению внешних условий). Эта особенность – видовой признак. Его реализация обеспечивается специальным генетическим механизмом, блокирующим появление в потомстве растений гомозигот по числу узлов в ЗВС даже при использовании инцухта (Фесенко Н.Н., Гуринович И.А., 1999).

Таблица 2 - Особенности архитектуры вегетативной системы локальных популяций гречихи различных регионов восточноевропейской части ареала

Регион	Среднее число узлов ЗВС, шт	Среднее число растений ЗВС-морфотипов в популяциях, %				
		ЗВС-3	ЗВС-4	ЗВС-5	ЗВС-6	ЗВС-7
Украина	5,5	6,2	20,8	30,8	30,8	11,4
Центральный	4,5	22,9	33,4	28,6	13,4	1,7
Белоруссия	3,8	41,2	37,6	17,2	3,5	0,5
Поволжье	3,7	49,5	33,0	16,2	1,0	0,3
Северо-Западный	3,4	61,6	24,9	12,2	1,3	

Таким образом, ЗВС-морфотипы являются основными элементами морфогенетических механизмов адаптации. Это способствовало значительному ускорению адаптивных перестроек структуры популяций при изменении условий местообитания, и варьирование числа и соотношения ЗВС-морфотипов стало ведущим механизмом адаптации у популяций гречихи.

Система ветвления растений гречихи определяется числом вегетативных узлов на главном побеге и ветвях первого порядка. Характерной особенностью всех морфотипов является наличие на двух верхних ветвях (В1 и В2) двух вегетативных узлов. Таким образом, морфогенез растений в звене «стебель + В1 + В2» выражается формулой 3+2+2, 4+2+2, 5+2+2 и т.д. Анализ растений гречихи местных популяций восточноевропейской части ареала выявил наличие ограниченноветвящихся (ОВ) растений с редуцированной вегетативной зоной у ветвей В1 и В2 (0+1, 1+1, 1+2), встречаемость которых возрастала в направлении с юга на север (табл. 1). Редукция зоны ветвления двух верхних ветвей контролируется мутантным аллелем *lsb* (limited secondary branching) (Фесенко Н.В. и др., 2006).

Величина вегетативной зоны стебля определяет сроки вступления растения в фазу цветения, а развитие этого признака у верхних ветвей - синхронность цветения побегов на растении. Чем более слаженно вступают в цветение главный побег и верхние ветви, с которых начинается цветение боковых побегов, тем энергичнее протекает цветение (и плодообразование) растения в целом.

Таким образом, изучение особенностей местных популяций различных климатических регионов восточноевропейского ареала выявило важную роль в механизмах адаптации гречихи морфогенетических процессов. Основным вектором этого процесса является выработка определенного равновесия между вегетативным потенциалом популяции и почвенно-климатическими особенностями её местообитания (прежде всего, по продолжительности вегетационного периода). Как было показано (табл. 1), у гречихи основным адаптивным элементом служит число вегетативных узлов на растении. Именно этот параметр определяет продолжительность вегетации растений. Варьирование его служит основным механизмом адаптации местной популяции к условиям местообитания. Первым этапом в адаптации гречихи к условиям новых регионов было варьирование морфотипов в пределах ЗВС-системы. При продвижении посевов в регионы с остро выраженным дефицитом тепла и малоплодородными почвами адаптивный полиморфизм ЗВС-системы был исчерпан, и в адаптивные механизмы была включена система ветвления ветвей первого порядка. Это расширило приспособительные возможности вида и может рассматриваться как пример адаптациогенеза (Шмальгаузен И.И., 1968).

## **2. ОСОБЕННОСТИ АРХИТЕКТониКИ ВЕГЕТАТИВНОЙ СФЕРЫ РАСТЕНИЙ СОВРЕМЕННЫХ РАЙОНИРОВАННЫХ СОРТОВ ГРЕЧИХИ**

Морфологический анализ среднеспелых сортов гречихи, в разное время районированных в России, показал, что прогресс в селекции был связан с увеличением потенциала ветвления и совершенствованием архитектоники вегетативной сферы растений (табл. 3).

Сорта первого поколения, представлявшие традиционный среднерусский морфотип, и сорта «краснострелецкого» морфотипа (этот морфотип характерен для сортов Татарского НИИСХ и Башкирского НИИСХ) почти не отличаются по архитектонике вегетативной сферы.

Ограниченноветвящиеся сорта характеризуются более позднеспелым габитусом (5,1 – 5,2 вегетативных узла на стебле), но за счет редукции числа вегетативных узлов на верхних ветвях потенциал ветвления этих сортов возрос в небольшой степени (до 12,9 – 14,2 узлов).

В наибольшей степени изменился потенциал ветвления сортов детерминантного морфотипа: среднее число ВУ узлов на стебле возросло до 5,4 – 5,8, на растении – до 16,5 – 18,4 узлов.

Таблица 3 - Архитектоника растений районированных среднеспелых сортов гречихи различного морфотипа, 2005г.

Сорт	Среднее число вегетативных узлов			Метамерийная формула сорта
	на стебле	на ветвях	на растении	
Индетерминантный среднерусский морфотип				
Богатырь	4,3	7,4	11,7	4,3+1,9+2,1+2,3+1,1+0,1
Шатиловская 5	4,4	8,0	12,4	4,4+2,0+2,2+2,5+1,3+0,1
Аромат	4,7	8,4	13,1	4,7+1,8+2,2+2,5+1,6+0,4
Индетерминантный крупнозерный дружносозревающий морфотип				
Казанская 3	4,4	7,4	11,8	4,4+1,9+2,1+2,1+1,2+0,1
Чатыр-Тау	4,5	7,6	12,1	4,5+1,9+2,1+2,1+1,4+0,1
Саулык	4,4	7,4	11,8	4,4+1,8+2,0+2,0+1,3+0,2+0,1
Индетерминантный ограниченноветвящийся морфотип				
Есень	5,1	7,8	12,9	5,1+1,1+1,6+2,1+2,1+0,9+0,1
Баллада	5,2	7,9	13,1	5,2+1,1+1,6+2,1+2,1+0,9+0,2
Молва	5,2	9,0	14,2	5,2+1,5+2,0+2,2+2,2+1,1+0,1
Детерминантный морфотип				
Сумчанка	5,5	11,7	17,2	5,5+2,0+2,2+2,6+2,8+1,8+0,2
Деметра	5,4	11,1	16,5	5,4+1,8+2,1+2,6+2,8+1,5+0,2
Дождик	5,5	11,6	17,1	5,5+1,9+2,2+2,7+2,6+1,8+0,5
Дикуль	5,6	12,3	17,9	5,6+1,9+2,2+2,7+2,9+1,9+0,6+0,1

Урожайные свойства перечисленных морфотипов были изучены нами более подробно.

### 3. МЕТАМЕРИЙНАЯ АРХИТЕКТОНИКА ВЕГЕТАТИВНОЙ СФЕРЫ РАСТЕНИЙ КАК СИСТЕМНЫЙ КРИТЕРИЙ АДАПТИВНЫХ И ПРОДУКЦИОННЫХ СВОЙСТВ РАСТЕНИЙ И СОРТОВ ГРЕЧИХИ

#### 3.1. Влияние архитектоники вегетативной сферы растений на продукционные особенности современных сортов гречихи

В 1993-1997гг во ВНИИ зернобобовых и крупяных культур было проведено конкурсное испытание пяти современных среднеспелых сортов гречихи основных возделываемых в России морфотипов – крупнозерного дружносозревающего (сорт Казанская 3), ограниченноветвящегося (сорта Баллада и Молва) и детерминантного (сорта Дождик и Дикуль) (табл. 4). Эталоном для сравнения служил первый селекционный сорт гречихи Богатырь.

В 2004-2006 годах, то есть спустя 7 лет после сортоиспытания, сорта высеивались в институте с целью изучения особенностей их архитектоники и корреляции её элементов с урожайными показателями, полученными в 1993-1997 гг.

Таблица 4 - Характеристика районированных сортов, изучавшихся в конкурсном сортоиспытании, 1993 – 1997гг.

Сорт	Вегетационный период, сут.	Урожай, т/га		K <sub>хоз</sub> , %
		зерна	биомассы	
Богатырь (эталон)	76	2,32	8,64	26,8
Баллада	77	2,70	9,00	30,0
Молва	76	2,95	9,12	32,3
Дождик	78	2,81	10,24	27,4
Дикуль	75	2,97	8,69	34,1
Казанская 3	73	2,40	8,06	29,8

Урожай сортов в конкурсном сортоиспытании в 1993-1997 гг составил 2,32 - 2,97 т/га, что на 0,08 - 0,65 т/га выше эталона Богатырь (табл. 4).

Селекция на урожайность привела к скоррелированному усилению потенциала ветвления растений ограниченноветвящихся и, в особенности, детерминантных сортов (табл. 5). В опыте выявились сильные корреляции с урожаем зерна параметров вегетативной архитектоники сорта: числом вегетативных узлов на стебле ( $r= 0,913$ ), ветвях первого порядка ( $r= 0,737$ ) и растении ( $r= 0,792$ ) (табл. 6).

Наряду с этим проявилось влияние на продукционные параметры сорта структурных показателей архитектоники. Редукция зоны ветвления верхних ветвей была связана с ростом урожайности изученных сортов: вклад в вегетативный пул сорта ветвей В1, В2 и В3 отрицательно коррелировал с урожайностью (-0,718...-0,863) (табл. 6). Напротив, вклад в потенциал ветвления сорта нижних ветвей В4, В5 и В6 положительно влиял на урожайность ( $r= 0,893$  и  $0,819$ ).

Таблица 5 - Архитектоника вегетативной системы районированных сортов гречихи, среднее за 2004 – 2006гг.

Сорт	Среднее число вегетативных узлов, шт			Метамерийная формула сорта:
	на стебле	на ветвях	на растении	
Богатырь (эталон)	4,3	7,2	11,5	4,3+1,9+2,1+2,1+1,0+0,2
Баллада	5,2	8,1	13,3	5,2+1,1+1,7+2,2+2,0+1,0+0,1
Молва	5,1	8,7	13,8	5,1+1,5+2,0+2,2+2,1+0,8+0,1
Дождик	5,4	11,8	17,2	5,4+1,9+2,3+2,8+2,8+1,6+0,3
Дикуль	5,4	11,9	17,3	5,4+2,0+2,3+2,8+2,8+1,6+0,4+0,1
Казанская 3	4,3	7,2	11,5	4,3+1,8+2,1+2,1+1,1+0,1
НСР <sub>05</sub>	0,30	1,15	1,33	

Таблица 6 - Корреляция элементов архитектоники сортов гречихи (анализ 2004 – 2006гг.) с их продукционными показателями в конкурсном сортоиспытании (1993 – 1997гг.)

Показатель	Урожай зерна	Урожай биомассы	Уборочный индекс
Число вегетативных узлов у сорта, шт.:			
на стебле	0,913*	0,681	0,449
на ветвях первого порядка	0,737	0,614	0,321
на растении	0,792	0,644	0,354
Число соцветий на растении, шт.	-0,306	-0,463	-0,006
Доля побега (%) в потенциале ветвления сорта:			
В1	-0,752	-0,517	-0,400
В2	-0,863*	-0,633	-0,432
В3	-0,718	-0,488	-0,385
В4	0,893*	0,644	0,458
В5+В6	0,819*	0,649	0,376

\*( $P_0 < 0,05$ )

Аналогичные тенденции проявились в корреляциях элементов вегетативной архитектоники сортов с урожаем биомассы. Наиболее тесными они были с показателями потенциала ветвления сортов: числом вегетативных узлов на стебле ( $r = 0,681$ ), ветвях первого порядка ( $r = 0,614$ ) и растении ( $r = 0,644$ ) (табл. 6). Величина вклада в потенциал ветвления сорта верхних ветвей В1, В2 и В3 коррелировала с урожаем биомассы отрицательно (от  $-0,488$  до  $-0,633$ ). Связь вклада нижних ветвей В4 и В5+В6 была положительной ( $r = 0,644$  и  $0,649$ ).

Таким образом, метамерийная архитектура вегетативной сферы растений количественно отражает ритм развития, биологическую и хозяйственную продуктивность сортов гречихи, что позволяет использовать её в селекции.

### 3.2. Влияние архитектоники растений на динамику процесса цветения сортов гречихи

Влияние архитектоники растений на динамику цветения сортов основных возделываемых в России морфотипов (Казанская 3, Молва и Дикуль) изучалось в условиях рядового посева.

Условия загущения оказали сильное влияние на развитие репродуктивной сферы побегов гречихи: у всех сортов цветение наблюдалось лишь на 2-3 верхних ветвях. Наименее развитой была зона плодообразования третьей ветви сверху (ниже расположенные ветви были в зачаточном состоянии и в расчет не принимались). Исключение составил детерминантный сорт Дикуль, у которого на всех трёх ветвях сформировалось одинаковое число соцветий.

Продолжительность вегетативного периода у изученных сортов зависела от числа вегетативных узлов на стебле. Между зацветанием стебля и ветвей первого порядка у всех сортов наблюдалась пауза 5-10 дней. В среднем для перехода к цветению всех побегов на растениях изученных сортов требовалось 8,7-12,6сут (табл. 7).

Наименьший разрыв между переходом к цветению стебля и ветвей первого порядка отмечен у сорта Молва: редукция вегетативной зоны на ветвях первого порядка привела к синхронизации зацветания побегов растений. Как следствие, время перехода не только верхней ветви (6,6сут.), но и всех побегов растения к цветению у этого сорта было минимальным (8,7сут.). Близкие значения этого показателя отмечены у сорта Дикуль (9,5сут.). По-видимому, это связано с редукцией числа соцветий на побегах у сорта Дикуль.

Таблица 7 - Особенности динамики зацветания побегов у модельных сортов гречихи (рядовой посев, среднее за 2000-2001 гг.)

Сорт	Продолжительность вегетативного периода, сут.	Средняя разница (сут.) в зацветании стебля и ветвей			Средняя продолжительность (сут.) зацветания стебля и ветвей первого порядка	Средняя продолжительность (сут.) зацветания всех соцветий на побеге			
		В-1	В-2	В-3		стебель	В-1	В-2	В-3
Богатырь (эталон)	30	8,1	8,4	9,4	10,2	19,8	7,3	20,4	1,3
Молва	31	6,6	7,4	8,2	8,7	11,7	6,1	7,3	1,1
Дикуль	30	6,8	8,2	8,7	9,5	1,8	3,9	2,1	3,3
Казанская 3	29	8,8	9,3	11,6	12,6	16,4	10,3	7,5	2,9

Продолжительность зацветания соцветий на побегах зависела от их количества: наиболее быстро этот процесс протекал у детерминантного сорта Дикуль. У индетерминантных сортов наиболее динамично протекало зацветание побегов сорта Молва: несмотря на мощное развитие зоны плодообразования стебля у растений этого сорта (8,9 соцветий), для зацветания всех соцветий на стебле понадобилось 11,7 сут, тогда как растениям сорта-эталона Богатырь (в среднем 7,3 соцветия на стебле) – 19,8сут. Полученные данные свидетельствуют о важной роли архитектоники растений в определении динамики зацветания побегов.

Характерной особенностью всех изучавшихся в опыте сортов было избыточное цветение: в течение эффективного периода цветения открылось всего 80,6 - 90,2% цветков (табл. 8). Тем не менее, у современных сортов достаточно четко проявилась тенденция к повышению энергии цветения. При этом повышение энергии цветения у сортов Молва и Дикуль сочеталось с более

позднеспелым морфотипом: среднее число узлов в ЗВС у этих сортов в опыте составило 5,2 и 5,6, соответственно, против 4,3 узлов у сорта Богатырь.

Таблица 8 - Число цветков, открывшихся за эффективный период цветения (в % от полного числа цветков на побеге) (рядовой посев, среднее за 2000-2001 гг.)

Сорт	Растение	Стебель	Ветви	среднее число цветков на растении, шт
Богатырь (эталон)	80,6	80,6	72,2	440,3
Молва	89,3	85,0	80,9	568,7
Дикуль	81,6	85,2	77,6	572,8
Казанская 3	90,2	86,8	90,4	626,2

Следует отметить, что у всех морфотипов лишь незначительная доля цветков (5,9 - 8,6%) сформировала плоды. Вероятно, снижение огромной избыточности цветения может послужить дополнительным источником пластических веществ для повышения эффективности плодообразования.

Результаты проведенного опыта свидетельствуют о том, что селекция на повышение урожайности методом подбора прогрессивных морфобиотипов ведет к скоррелированному изменению ритма процесса цветения. Вектором этих изменений является «рационализация» цветения – уменьшение количества «лишних» цветков, непосредственно не участвующих в формировании урожая в конкретных условиях произрастания растений.

### 3.3. Использование аллеля *lsb* в селекции индетерминантных сортов гречихи

Причины повышения урожайности ограниченно ветвящихся сортов были раскрыты нами в опытах по изучению особенностей продукционного процесса у нормально ветвящихся и ограниченно ветвящихся (ОВ) морфотипов гречихи. В условиях разреженного посева растения модалного (ЗВС-5) морфотипа сорта Молва с нормальным ветвлением (метамерийная формула 5+2+2+3+3) существенно превосходили по общей продуктивности ОВ растения (с метамерийной формулой 5+0+1+2+2), причем разница в продуктивности достаточно точно соответствовала различиям в потенциале ветвления изученных морфотипов (табл. 9).

Таблица 9 - Продуктивность различных морфотипов гречихи сорта Молва в ширококорядном посеве (среднее за 1997-1999 гг.)

Морфотип	Биомасса, г/растение	Масса зерна, г/растение	K <sub>хоз</sub> , %
ОВ-морфотип	13,1	4,5	38,5
Нормально ветвящийся	21,4	6,5	31,5
НСР <sub>05</sub>	2,64	1,05	3,23

При этом ОВ растения отличались усилением оттока ассимилятов к формирующимся плодам и повышенным  $K_{\text{ХОЗ}}$ . В условиях разреженного посева повышение  $K_{\text{ХОЗ}}$  не компенсировало снижения общей мощности развития ОВ растений, которые в итоге уступали по зерновой продуктивности нормально ветвящимся. В условиях рядового посева картина изменилась: ОВ растения незначительно уступали нормально ветвящимся по общей продуктивности, но существенно превосходили их по зерновой продуктивности за счет усиления оттока ассимилятов к плодам (табл. 10).

Таким образом, растения традиционного морфотипа не реализуют в полной мере свой высокий потенциал продуктивности в условиях рядового посева, тогда как ОВ растения отличаются более высокой толерантностью к загущению, что обеспечивает увеличение урожайности ОВ сортов. Наиболее заметным положительное влияние ограничения ветвления было у более продуктивных и позднеспелых морфотипов ЗВС-5 и ЗВС-6 (табл. 10).

Проявившееся в опыте взаимодействие факторов «редукция вегетативной зоны верхней ветви» и «число вегетативных узлов на стебле» свидетельствует о том, что анализ роли аллеля *lsb* должен проводиться в рамках архитектуры целостного растения.

Таблица 10 - Продуктивность ограниченно ветвящихся морфотипов гречихи сорта Молва в рядовом посеве (среднее за 2003-2004 гг.)

Морфотип	Биомасса, г/растение	Масса зерна, г/растение	$K_{\text{ХОЗ}}$ , %
4+0	2,32	0,71	30,5%
4+1	2,45	0,67	27,5%
4+2	3,01	0,73	24,4%
5+0	3,59	0,96	26,8%
5+1	3,77	0,98	25,9%
5+2	3,76	0,90	23,9%
6+0	3,58	1,02	28,4%
6+1	3,70	0,91	24,7%
6+2	3,93	0,87	22,2%
НСР <sub>05</sub>	0,372	0,063	

Роль верхней ветви в продукционном процессе двояка. Полная или частичная редукция вегетативной зоны на этой ветви означает прежде всего определенную редукцию биологического потенциала продуктивности растения: процесс редукции затрагивает все ветви первого порядка (табл. 11).

Вторым фактором является роль этой ветви в процессах синтеза ассимилятов и их распределения в рамках донорно-акцепторных отношений. Редукция у неё вегетативной зоны означает, что эта ветвь, наряду со стеблем, вступила в генеративную фазу и её основной функцией стал отток ассимилятов в семена. Об этом свидетельствует снижение биомассы и повышение  $K_{\text{ХОЗ}}$ . В связи с этим становится понятной различная реакция разных морфотипов на



действие аллеля *lsb*. У скороспелого морфотипа аллель *lsb* вызывает значительное уменьшение потенциала ветвления растения и, соответственно значительное снижение биомассы. У более позднеспелых морфотипов редукция вегетативного пула растения менее значительна (табл. 11). Изменение числа вегетативных узлов на растении достоверно коррелировало с биомассой растений изученных морфотипов ( $r= 0,853$ ;  $P_0<0,01$ ) и достоверно отрицательно коррелировало с величиной  $K_{хоз}$  ( $r= -0,804$ ;  $P_0<0,01$ ).

Таблица 11 - Влияние аллеля *lsb* на развитие зоны ветвления первого порядка у различных морфотипов гречихи сорта Молва (широкорядный посев, среднее за 2003-2004гг.)

Среднее число вегетативных узлов, шт						
на стебле	на ветвях первого порядка					на растении
	В-1	В-2	В-3	В-4	В-5	
4,0	0,0	1,0	1,8			6,8
4,0	1,0	1,8	1,9			8,7
4,0	2,0	2,2	2,8			11,0
5,0	0,0	1,0	1,9	2,1		10,0
5,0	1,0	1,8	2,1	2,8		12,7
5,0	2,0	2,2	2,6	3,1		14,8
6,0	0,0	1,0	1,7	2,2	2,6	13,5
6,0	1,0	1,8	2,0	2,2	3,0	15,9
6,0	2,0	2,1	2,4	2,7	3,2	18,4

Приведенные данные объясняют накопление ОВ растений в местных популяциях гречихи: в условиях земледельческой культуры преимущество стали получать морфотипы с повышенной толерантностью к загущению. Кроме того, синхронизация зацветания стебля и верхних ветвей у ОВ морфотипов обеспечила возможность повышения потенциала продуктивности при сохранении оптимальной продолжительности вегетационного периода.

Таким образом, мутантный аллель *lsb*, вызывая редукцию зоны ветвления верхних ветвей первого порядка, обеспечивает повышение дружности созревания растений и снижение автоконкуренции в ценозе. Использование его в селекции позволило увеличить урожайность индетерминантных сортов гречихи при сохранении оптимальной продолжительности вегетационного периода.

### 3.4. Толерантность к загущению различных морфотипов гречихи

Сравнительный анализ продуктивности растений ограниченноветвящегося сорта Молва и детерминантного сорта Диккуль в разреженном и загущенном посеве показал, что детерминантные растения в меньшей степени реаги-

ровали на загущение, чем индетерминантные ограниченноветвящиеся (табл. 12).

Таблица 12 - Реакция на загущение растений детерминантного морфотипа гречихи (среднее за 2000-2001гг.)

Сорт	Биомасса, г/растение			Масса зерна, г/растение		
	Норма высева		ИП**	Норма высева		ИП
	1*	3		1	3	
Молва	6,9	2,7	0,39	1,6	0,6	0,34
Дикуль	6,4	2,7	0,42	1,7	0,7	0,40
НСР <sub>05</sub>	0,63	0,34		0,19	0,14	

\*1 – 1 млн всхожих зерен/га; 3 – 3 млн всхожих зерен/га.

\*\*ИП – индекс проявления (соотношение значений признака в загущенном и разреженном посеве).

Интересно отметить, что растения сорта Дикуль при обеих нормах высева уступали растениям сорта Молва по биомассе, но превосходили по  $K_{хоз}$ , что обеспечило их более высокую зерновую продуктивность. Таким образом, в данном опыте четко проявилось преимущество детерминантной формы перед индетерминантной. Ограничение роста побегов, свойственное детерминантной форме, способствовало увеличению оттока ассимилятов к формирующимся плодам, что обеспечило увеличение уборочного индекса. Кроме того, улучшилась освещенность в ценозе, что нашло своё выражение в усилении развития нижних ветвей и повышении их вклада в формирование зерновой продуктивности растений (табл. 13).

Таблица 13 - Вклад (% от продуктивности растения) побегов в формирование массы зерна различных сортов гречихи при разной густоте посева. Среднее за 2000-2001 гг.

Сорт	Норма высева, млн/га	стебель	В-1	В-2	В-3	В-4	В-5	В-6
Молва	1	52,8	12,4	15,3	11,7	5,8	2,1	0,2
	3	79,0	10,4	8,1	2,3	0,2	0	0
	ИП	1,50	0,84	0,53	0,19	0,03	0,02	0
Дикуль	1	42,6	16,8	17,5	12,8	7,3	3,0	0,6
	3	60,8	20,3	12,0	5,3	1,3	0,2	0
	ИП	1,43	1,21	0,69	0,42	0,18	0,08	0

Дополнительным преимуществом сорта Дикуль явилась более высокая устойчивость к полеганию, обеспечиваемая генетической детерминацией роста.

### 3.5. Урожайность ограниченно ветвящихся сортов гречихи детерминантного морфотипа.

С целью изучения влияния архитектуры на урожайность детерминантных сортов гречихи нами была изучена урожайность популяций с различной долей ограниченно ветвящихся растений, созданных отбором из сорта Дикуль (полученные популяции получили название ДОВ – Дикуль ограниченно ветвящийся) и из перспективного сорта ДМ.

В результате проведенных отборов в обеих популяциях значительно возросла доля ограниченно ветвящихся растений (с полной или частичной редукцией зоны ветвления на верхней ветви) (табл. 14).

Таблица 14 - Архитектоника растений ограниченно ветвящихся популяций гречихи. Среднее за 2004...2006гг.

Сорт	Доля ОВ растений в популяции, %	Среднее число вегетативных узлов		
		на стебле	на ветвях	на растении
Дикуль (стандарт)	15,2	5,3	11,1	16,3
ДОВ-1*	19,6	5,6	11,7	17,4
ДОВ-3	60,2	5,4	9,1	14,5
ДОВ-5	64,8	5,3	8,5	13,8
ДОВ-8	75,5	5,4	8,5	13,9
ДМ-0	15,4	5,4	11,4	16,8
ДМ-2	22,2	5,6	11,2	16,8
ДМ-4	54,1	5,4	9,3	14,7

\* индекс после аббревиатуры обозначает число проведенных отборов

Отбор не вызвал снижения числа вегетативных узлов (ВУ) на стебле ни у популяций ДМ, ни у популяций ДОВ (табл. 14).

Очень важной особенностью морфогенеза ветвей первого порядка явилась тесная скоррелированность этого процесса на всех ярусах ветвей, что привело к снижению числа ВУ как на ветвях первого порядка, так и на растении в целом (табл. 15). Следует отметить, что до определенного уровня увеличение доли ОВ растений в популяции не вело к снижению потенциала ветвления: увеличение доли позднеспелых морфотипов у популяций ДОВ-1 и ДМ-2 позволило сохранить среднее число ВУ на ветвях на уровне исходного сорта.

Увеличение доли ОВ растений в популяциях привело к сокращению продолжительности вегетационного периода ( $r = -0,887$ ,  $P_0 < 0,01$ ). При этом варьирование продолжительности вегетативного периода зависело от числа ВУ на стебле ( $r = 0,678$ ,  $P_0 > 0,05$ ), тогда как продолжительность генеративного периода – от числа ВУ на ветвях ( $r = 0,781$ ,  $P_0 < 0,05$ ). Таким образом, редукция зоны ветвления верхних ветвей первого порядка ведет к повышению скороспелости растений.

Сокращение продолжительности вегетации популяций привело к адекватному снижению урожая биомассы (табл. 15). Несмотря на некоторое увеличение уборочного индекса, урожай зерна также снизился.

Таблица 15 - Урожайность ограниченно ветвящихся популяций гречихи. Конкурсное сортоиспытание. Среднее за 2004...2006гг.

Сорт	Продолжительность периодов, сут			Урожайность, т/га		K <sub>хоз</sub> , %
	вегетативного	генеративного	вегетационного	зерна	биомассы	
Дикуль (стандарт)	29,3	47,0	76,3	2,05	7,89	24,6
ДОВ-1	30,3	46,0	76,3	2,09	7,80	25,3
ДОВ-3	29,7	44,0	73,7	2,03	7,74	25,2
ДОВ-5	30,0	43,0	73,0	1,92	7,52	25,0
ДОВ-8	29,7	43,3	73,0	1,91	7,59	27,8
ДМ-0	30,3	47,3	77,7	2,17	8,20	26,7
ДМ-2	30,7	43,7	74,3	2,01	7,71	26,5
ДМ-4	30,3	43,0	73,3	1,96	7,09	27,2
НСР <sub>05</sub>				0,117		

Наиболее важной закономерностью, проявившейся в данном опыте, явилась тесная корреляция между средним числом ВУ на растениях и ветвях первого порядка с урожайностью изученных сортов ( $r= 0,804$  и  $0,821$ , соответственно;  $P_0 < 0,05$ ) (табл. 16).

Таблица 16 - Корреляция признаков архитектоники вегетативной системы сорта с урожаем зерна

Признак	r
Среднее число вегетативных узлов, шт:	
на стебле	0,199
на ветвях первого порядка	0,821*
на растении	0,804*
Доля в общем потенциале ветвления сорта (%) ветвей:	
V1+V2	0,806*
V3	0,557
V4	-0,103
V5..V7	0,132

\*( $P_0 < 0,05$ )

Наибольшей урожайностью отличались популяции с максимальным средним числом ВУ на растении и ветвях первого порядка (ДОВ-1 и ДМ-0) (табл. 15). Таким образом, в опыте отчетливо проявилась роль ВУ на главном

побегах и ветвях первого порядка как важнейших элементов продуктивного потенциала сортов гречихи.

Анализ корреляций вклада конкретных побегов в общий вегетативный пул сорта с урожайностью показал, что наибольшее влияние на урожай оказало развитие ветвей В1 и В2. Роль остальных ветвей была незначительной (табл. 16). Вероятно, наиболее тесная связь вегетативного развития ветвей В1 и В2 с урожаем (табл. 16) обусловлена тем, что потенциал ветвления именно этих ветвей был редуцирован отбором в наибольшей степени. Таким образом, продукционные свойства сортов определяются не только количеством вегетативных узлов, но и особенностями архитектуры вегетативной системы.

Следовательно, изменение архитектуры растений может служить эффективным инструментом увеличения урожайности сортов гречихи детерминантного морфотипа за счет повышения потенциала ветвления при сохранении оптимальной продолжительности вегетационного периода. Увеличение числа ВУ на растении может быть достигнуто путём создания популяций с увеличенным числом ВУ на стебле при одновременном уменьшении числа ВУ на ветвях первого порядка.

Изучение влияния особенностей архитектуры (числа вегетативных узлов) комплекса ветвей В1+В2 на продуктивность растений показало, что растения со значительной степенью редукции зоны ветвления этих ветвей (морфотипы 0+1 и 1+1) отличались наибольшей толерантностью к загущению, но уступали нормально ветвящимся (морфотип 2+2) по биомассе и массе зерна (табл. 17). Различия между морфотипом с минимальной степенью редукции (1+2) и нормально ветвящимся морфотипом по массе зерна отсутствовали как в условиях разреженного, так и загущенного посева.

Таблица 17 – Продуктивность растений сорта ДОВ-6 с различным развитием зоны ветвления верхних ветвей первого порядка. Среднее за 2003 - 2006гг.

Число вегетативных узлов на ветвях В1+В2	Биомасса, г/растение			Масса зерна, г/растение			K <sub>хоз</sub> , %		
	Норма высева		ИП**	Норма высева		ИП	Норма высева		ИП
	1,5*	3		1,5	3		1,5	3	
0+1	4,0	3,4	0,84	1,1	0,9	0,81	26,9	26,4	0,97
1+1	4,1	3,4	0,84	1,1	0,9	0,80	26,2	25,7	0,96
1+2	4,8	3,7	0,78	1,3	1,0	0,73	27,6	26,1	0,94
2+2	5,1	3,9	0,77	1,3	1,0	0,72	25,4	23,5	0,93

\*1 – 1 млн всхожих зерен/га; 3 – 3 млн всхожих зерен/га.

\*\*ИП – индекс проявления (соотношение значений признака в рядовом и разреженном посевах).

Результаты анализа указывают на комплексный характер влияния структуры вегетативной зоны этих ветвей на продукционные свойства растений. Как было показано выше, редукция числа ВУ на ветвях первого порядка ве-

дет к сокращению продолжительности генеративного периода и вегетационного периода в целом, что сопровождается закономерным снижением продуктивности растений. С другой стороны, увеличение генеративной нагрузки на вегетативный узел приводит к усилению оттока ассимилятов к формирующимся плодам (повышению уборочного индекса). Рост урожайности может быть обеспечен оптимальным балансом этих процессов; в наших опытах таким сочетанием характеризовались растения морфотипа 1+2.

Такой подход позволит сочетать повышенный потенциал продуктивности этого морфотипа с высокой энергией плодообразования и дружностью созревания, свойственными ограниченно ветвящимся морфотипам с целью создания среднеспелого высокоурожайного сорта. С его использованием созданы среднеспелые сорта Девятка (районирован в 3, 5 и 6 регионах) и Диалог (районирован в 3, 5 и 7 регионах). Оба сорта отличаются повышенным числом узлов в ЗВС, а также увеличенной долей ограниченноветвящихся растений по сравнению с сортом-стандартом Дикуль (табл. 18).

Таблица 18 - Архитектоника растений районированных среднеспелых сортов гречихи детерминантного морфотипа, 2005г.

Сорт	Среднее число вегетативных узлов			Метамерийная формула сорта
	на стебле	на ветвях	на растении	
Дикуль	5,6	12,3	17,9	5,6+1,9+2,2+2,7+2,9+1,9+0,6+0,1
Девятка	5,8	12,6	18,4	5,8+1,9+2,1+2,6+3,0+2,3+0,6
Диалог	5,8	11,6	17,4	5,8+1,8+2,1+2,4+2,6+1,9+0,7+0,2

### 3.6. Влияние архитектоники зоны плодообразования стебля на продуктивность растений детерминантного типа

У современных сортов детерминантного морфотипа (аллель *d*) в зоне плодообразования стебля (ЗПС) образуется, как правило, 3 соцветия (морфотип ЗПС-3). При анализе перспективных сортообразцов и районированных сортов гречихи нами были выявлены растения с увеличенным (до 4-5) числом соцветий на стебле. Путем отборов по данному признаку нами был выведен перспективный сорт Даша, у которого доля морфотипов ЗПС-4 и ЗПС-5 увеличена до 86%.

При этом установлено отсутствие связи между числом вегетативных узлов на стебле и числом соцветий на нем (табл. 19). Увеличение числа соцветий на стебле сопровождалось их увеличением на растении в целом. В результате существенно возросло соотношение числа генеративных и вегетативных метамеров (с 0,94 до 1,15 у морфотипа ЗПС-5).

Увеличение числа соцветий привело к повышению продуктивности: в разреженном посеве биомасса растений морфотипов ЗПС-4 и ЗПС-5 состави-

ла 5,4...6,1 г., а масса зерна – 1,4 и 1,7 г. против 4,6 и 1,2 г. у эталона (табл. 20).

Таблица 19 - Морфологические особенности морфотипов с различной архитектурой зоны плодообразования стебля (2006 г.)

Морфотип	Среднее число вегетативных узлов		Среднее число генеративных узлов			Соотношение генеративных и вегетативных узлов на растении
	на стебле	на растении	на ветви В1	на ветви В2	на растении	
ЗПС-3	5,4	16,4	2,9	2,9	15,2	0,94
ЗПС-4	5,5	17,1	3,2	3,4	17,8	1,07
ЗПС-5	5,4	17,5	3,8	3,7	20,0	1,15

Повышение нормы высева с 1,5 до 3,0 млн/га отрицательно сказалось на развитии растений (табл. 20). Снижение биомассы у всех морфотипов было одинаковым (ИП=0,69-0,71). В отношении зерновой продуктивности картина была иной: растения морфотипа ЗПС-5 реагировали на загущение в меньшей степени (ИП=0,76 против 0,69 у эталона), что было обеспечено повышением  $K_{хоз}$  растений этого морфотипа в условиях загущения (ИП= 1,11).

Таблица 20 - Продуктивность детерминантных морфотипов с различным развитием зоны плодообразования стебля, среднее за 2005...2006 гг.

Морфотип	Биомасса, г/растение		Масса зерна, г/растение		$K_{хоз}$ , %				
	Норма высева		Норма высева		Норма высева		ИП*		
	1,5 *	3	1,5	3	1,5	3			
ЗПС-3 (эталон)	4,6	3,3	0,71	1,2	0,8	0,69	26,6	25,3	0,97
ЗПС-4	5,4	3,7	0,69	1,4	0,9	0,69	25,5	26,0	1,01
ЗПС-5	6,1	4,2	0,69	1,7	1,3	0,76	27,9	30,7	1,11
НСР <sub>05</sub>	0,84	1,12		0,39	0,11		4,21	3,75	

\*1 – 1 млн всхожих зерен/га; 3 – 3 млн всхожих зерен/га.

\*\*ИП (индекс проявления) – соотношение показателей на посеве производственном / разреженном

Следует отметить, что растения морфотипа ЗПС-5 отличались замедленным ритмом формирования урожая, в особенности массы зерна: на дату «цветение + 30 дней» у них сформировалось 73,3-74,7% зерна против 84,5-95,3% у эталона (табл. 21).

Таким образом, увеличение числа соцветий на стебле стебля привело к замедлению ритма продукционных процессов и повышению продуктивности растений. При этом обеспечивается совмещение противоречивых по своей сути процессов: формирования высокой биологической продуктивности (урожая биомассы) и усиленного оттока ассимилятов в зерно (повышение  $K_{хоз}$ ).

Таблица 21 - Динамика формирования урожая у детерминантных морфотипов (в % от полной величины) с различным развитием зоны плодообразования стебля. Среднее за 2005...2006 гг.

Морфотип	Биомасса				Масса зерна			
	цветение + 30 дней		цветение + 30 дней - созревание		цветение + 30 дней		цветение + 30 дней - созревание	
	1,5 млн/га	3 млн/га	1,5 млн/га	3 млн/га	1,5 млн/га	3 млн/га	1,5 млн/га	3 млн/га
ЗПС-3 (эталон)	87,1	90,2	12,9	9,8	84,5	95,3	15,5	4,7
ЗПС-4	85,8	92,6	14,2	7,4	81,3	94,6	18,7	5,4
ЗПС-5	81,2	90,9	18,8	9,1	73,3	74,7	26,7	25,3

#### 4. ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В СЕЛЕКЦИИ ГРЕЧИХИ

##### 4.1 Формообразовательный процесс при инбридинге межвидовых гибридов гречихи

В популяциях *F.esculentum* имеет место естественный генетический груз (Ohnishi O., 1982; Ohnishi O., Nagakubo T., 1982; Komaki M.K., 1982; Фесенко Н.Н., 1983), поэтому бывает трудно различать «новые» и «старые» мутации. Инбридинг – надежный анализатор рецессивных мутаций (Фесенко Н.Н., 1983): генетический груз выявляется обычно уже в I<sub>1</sub>. Дальнейший инбридинг позволяет идентифицировать вновь возникающие мутации и (или) рекомбинации.

При изучении частоты встречаемости морфологически отличных вариантов у самоопыленных линий различной глубины инбридинга установлено, что динамика формообразовательного процесса у межвидовых гибридов существенно отличалась от популяции на основе формы Гд1 (популяция 1, эталонный вариант). Максимальное количество мутаций у всех изученных популяций межвидовых гибридов было выделено не в первом, а в последующих поколениях самоопыления (как правило, в I<sub>2</sub>). В дальнейшем интенсивность появления новых мутаций снижалась, однако в I<sub>7</sub> снова возрастала (табл. 24). Вероятно, у межвидовых гибридов происходит индукция дополнительных мутаций сверх обычного генетического груза, который выявляется при самоопылении «внутривидовых» самофертильных гибридов. Формообразовательный процесс при этом не затихает в течение ряда поколений.



Таблица 24 - Частота появления измененных растений при глубоком инбридинге межвидовых гибридов гречихи

Инбредир- руемая по- пуляция	Проанали- зировано семей	Выявлено новых мутаций на линию							Всего
		в инбредном поколении							
		I <sub>1</sub>	I <sub>2</sub>	I <sub>3</sub>	I <sub>4</sub>	I <sub>5</sub>	I <sub>6</sub>	I <sub>7</sub>	
Популяция 1 (эталон)	60	1,22	0,77	0,39	0,53	0,68	0,07	0,08	2,60
Популяция 4	225	0,62	0,78	0,54	0,32	0,38	0,31	0,68	2,77
Популяция 3	49	0,47	0,31	0,53	0,39	0,28	0,25	0,30	1,88
Популяция 2	52	0,02	0,33	0,11	0,09	0,26	0,03	0,04	0,75

У межвидовых гибридов формообразовательный процесс наиболее интенсивно шел в потомстве от самоопыления гибридов с низким (6%) условным содержанием зародышевой плазмы *F.homotropicum* в геноме (популяция 4) – число мутаций (в расчете на линию) было более чем втрое выше, чем в потомстве гибридов F<sub>2</sub>, несущих 50% зародышевой плазмы *F.homotropicum* (популяция 2). Автогамный вид «очищен» от рецессивных мутаций: при самоопылении образца С9139 *F.homotropicum* не удалось обнаружить ни одной мутации; в потомстве от первого самоопыления линий популяции 2 (50% зародышевой плазмы *F.homotropicum*) было выявлено только 0,02 мутаций на линию, популяции 3 (25% зародышевой плазмы *F.homotropicum*) – 0,47 мутаций/линию, у линий субпопуляций 4а, 4б, 4в (6 % зародышевой плазмы *F.homotropicum*) – 0,57...0,65 мутаций на линию, а максимальное количество мутаций наблюдалось среди линий контрольного варианта (табл. 24). На это указывает также то обстоятельство, что из 52 изученных семей с 50% хромосом *F.homotropicum* лишь 27 несли какую-либо мутацию, а среди 228 семей с 6% *F.homotropicum* – 208.

В различных гибридных семьях нами были зарегистрированы необычная гомостилия, необычная мелколистная мутация, а также ряд мутаций, характерных для генетического груза. Была выделена также группа новых мутаций, представляющих селекционный интерес: с сериальным заложением пазушных меристем, с заблокированным образованием ветвей, флоральные мутации.

Описание некоторых наиболее интересных мутаций, а также особенностей их наследования, приведены в таблице 25.

Таблица 25. - Фенотипическое проявление и наследование новых мутаций гречихи

Мутация	Фенотипическое проявление	Наследование
сериальное заложение меристем	В пазухе листа закладывается два (или более) соцветия или побега. В последнем узле зоны ветвления может наблюдаться одновременное образование побега и соцветия. Признак может проявляться в зоне ветвления, зоне плодообразования, в обеих зонах; только на стебле, только на ветвях, на всех побегах; в одном узле, в двух и более узлах, по всему побегу (табл. 4.3.3). Соцветия (или побеги) в пазухе листа развиваются последовательно.	Варьирующая экспрессивность, неполная пенетрантность, неустойчивое проявление у гетерозигот, т.е. неустойчивое доминирование. Анализ гибридов F <sub>2</sub> комбинации «норма x СЗМ» выявил превышение доли морфотипа «СЗМ» над 25%, что скорее всего связано с частичным проявлением признака у гетерозигот.
<i>tepal-like bract (tlb)</i>	Лепестковидные брактей. (Фесенко А.Н. и др., 2005).	Рецессивный моногенный признак
<i>articulation (atl)</i>	Блокирует формирование сочленения («заготовки» для разделительного слоя) на цветоножке. Кроме того, происходит формирование дополнительных чешуевидных и лепестковидных филломов между узлом ветвления монохазия и околоцветником (Fesenko A.N. et al , 2004).	Рецессивный моногенный признак
<i>determinant floret cluster (dfc)</i>	вызывает редукцию числа цветков в парциальной соцветии с 8-12 до 1-2, не вызывая снижения фертильности цветков	

Мутации *tepal-like bract (tlb)* и *articulation (atl)* перспективны в селекции сортов гречихи, устойчивых к осыпанию зерна при перестое на корню. До сих пор единственной известной мутантной формой с повышенной устойчивостью к осыпанию была мутация зеленоцветковости (*green corolla*) (Martynenko G.E., 2001). С участием автора создан и проходит Государственное сортоиспытание первый зеленоцветковый детерминантный сорт гречихи Дизайн.

Мы изучили устойчивость к осыпанию новых мутаций – *atl* и *tlb*. В таблице 26 представлены результаты тестов. Обе мутации превосходят как белоцветковый стандарт Дикуль, так и зеленоцветковую форму по исследуемому показателю.

Повышенная устойчивость к осыпанию растений мутантной формы *atl*, по-видимому, связана с увеличенным числом проводящих пучков, окруженных механической тканью, в плодоножках. Повышение устойчивости к осыпанию формы *tlb*, по нашим наблюдениям, связано с тем, что соцветия мутантов высыхают позже, чем соцветия дикого типа. Это, возможно, является причиной того, что плодоножки мутантной формы меньше высыхают при перестое и дольше сохраняют устойчивость к механическим воздействиям.

Таблица 26. - Устойчивость к осыпанию мутантных форм гречихи (2002...2003гг)

Фенотип	% осыпавшихся плодов	
	2002г	2003г
Дикуль (дикий тип)	37,2±2,47	13,2±1,11
<i>atl</i>	14,8±1,75	4,2±1,22
<i>tlb</i>	14,1±1,34	8,3±1,06
<i>gc</i>	17,1±1,71	10,7±1,14

Таким образом, использование данных мутаций в селекции позволяет создать популяции, не уступающие современным сортам по урожайности, но превосходящие их по устойчивости к осыпанию.

Мутация *determinant floret cluster* перспективна для селекции сортов гречихи со сниженной ремонтантностью: экономия на непродуктивном цветении может стать резервом для дополнительного повышения урожайности.

#### 4.2 Сравнительный анализ инбредной депрессии различных гомостильных форм гречихи

Установлено, что для вида *F. homotropicum* характерен ряд признаков, позволяющих считать его автогамным: гомостилия и высокая степень самоопыления цветков, уменьшение размеров цветков, числа цветков в соцветии и соотношения «число пыльцевых зерен на семяпочку» (Фесенко И.Н., 2000). Наши опыты не выявили признаков инбредной депрессии у линий

*F.homotropicum*. Это может быть связано с тем, что у этого вида сформировался комплекс генов, обеспечивающий ему устойчивость к инбридингу. С целью проверки этого предположения мы изучили устойчивость к инбредной депрессии линий, созданных с использованием гена гомостилии *F.homotropicum*.

При анализе линий, полученных на основе форм Гд1 и Гд11, в полевых условиях установлено, что они подвержены сильной инбредной депрессии, причем растения самоопыленных линий с различными генами гомостилии сходным образом реагировали на нарастание гомозиготности: инбредная депрессия начиналась с момента появления всходов и проявлялась на всех стадиях жизненного цикла (табл. 27). Однако снижения лабораторной всхожести семян не происходило, что свидетельствует о том, что инбредная депрессия проявляется на стадии автотрофного существования.

Таблица 27 - Инбредная депрессия ( $\delta$ ) у самоопыленных линий гречихи с геном гомостилии формы Гд1 (популяция 1, среднее за 1996-2000гг)

Признак	Поколение инбридинга					
	I <sub>1</sub>	I <sub>2</sub>	I <sub>3</sub>	I <sub>4</sub>	I <sub>5</sub>	I <sub>6</sub>
изучено линий	103	86	55	54	35	33
лабораторная всхожесть семян	0,01	0,01	0,00	0,00	-0,01	
длина восьмидневных проростков	0,13	0,29	0,32	0,29	0,21	
полевая всхожесть семян	0,14	0,17	0,21	0,28	0,21	0,24
выживаемость растений к уборке	0,10	0,12	0,17	0,15	0,26	0,16
число узлов на стебле:						
вегетативных	-0,03	-0,06	-0,07	-0,08	-0,05	-0,11
генеративных	0,14	0,16	0,20	0,24	0,24	0,23
площадь наиболее крупного листа	0,37	0,45	0,45	0,43	0,45	0,47
масса 1000 зерен	0,16	0,22	0,23	0,17	0,19	0,10
биомасса растений	0,57	0,68	0,72	0,78	0,78	0,79
масса зерна с растения	0,83	0,87	0,92	0,94	0,92	0,93
K <sub>хоз</sub>	0,57	0,58	0,62	0,71	0,70	0,64
продолжительность ВП*	-0,15	-0,17	-0,22	-0,24	-0,25	-0,25
продолжительность ГП	0,21	0,24	0,2	0,27	0,29	0,29
продолжительность ВГП	0,08	0,09	0,08	0,08	0,09	0,09

\* ВП – вегетативный период (всходы – цветение); ГП – генеративный период (цветение – уборочная спелость); ВГП – вегетационный период

Оценка кумулятивной инбредной депрессии показала, что линии, несущие ген гомостилии *F.homotropicum*, были в меньшей степени подвержены

инбредной депрессии, чем линии с геном гомостилии формы Гд1 (табл. 28). Это свидетельствует о том, что у дикого вида, вероятно, присутствует либо комплекс генов, компенсирующих потерю жизнеспособности вследствие снижения гетерозиготности, либо механизмы поддержания структурной гетерозиготности. Однако этого оказалось недостаточно для получения высокопродуктивных инбредных линий. По-видимому, существенное повышение устойчивости гречихи к инбридингу требует длительной рекуррентной кумулятивной селекции для накопления генов «инбредной жизнеспособности».

Таблица 28 -. Кумулятивная инбредная депрессия у самоопыленных линий гречихи (среднее за 1999-2001гг)

Линии по основе гена гомостилии	поколения самоопыления					
	I <sub>1</sub>	I <sub>2</sub>	I <sub>3</sub>	I <sub>4</sub>	I <sub>5</sub>	I <sub>6</sub>
формы Гд1	0,867	0,906	0,945	0,962	0,952	0,955
формы Гд11	0,709	0,776	0,834	0,850	0,894	0,896

Полученные данные позволяют дать практические рекомендации по проведению отборов при самоопылении. По признакам, не подверженным или в слабой степени подверженным депрессии, возможен отбор в любом поколении самоопыления. К таким признакам относится число вегетативных метамеров, а также размер околоплодника и ядра, однако при отборе по ним следует учитывать снижение выполненности семян при инбридинге. При отборе по признакам, проявляющим депрессию при инбридинге, видимо, целесообразно использовать их соотношение: например, отношение длины соцветия к ширине наиболее крупного листа, характеризующее степень развития генеративных органов относительно ассимилирующей поверхности растения.

Проведение отбора на повышение  $K_{x03}$  следует проводить методом периодического отбора в условиях отсутствия инбредной депрессии (на гибридных растениях). В потомствах отобранных по  $K_{x03}$  гомостильных растений следует отбирать Д растения, как самонесовместимые, что даст возможность восстановить уровень гетерозиса в популяции и позволит при дальнейшем отборе аккумулировать в одном генотипе различные аллели, обеспечивающие усиление притока ассимилятов к плодам.

#### 4.3 Продуктивность сортолинейных гибридов гречихи

Использование самоопыленных линий в селекции гречихи требует изучения степени переопыления в зависимости от глубины инбридинга линий и величины гетерозиса полученных гибридов. Мы провели опыт по скрещиванию группы линий, полученных на основе форм Гд1 и Гд11 с высокоурожайным гетеростильным сортом Молва, использованным при их создании.

Анализ продуктивности гибридов первого поколения показал, что скрещивание самоопыленных линий с исходным гетеростильным сортом приводит к восстановлению их продуктивности до нормального уровня, а в ряде случаев даёт гетерозисный эффект (табл. 29).

Таблица 29 - Влияние типа гомостилии и продолжительности инбридинга на скрещиваемость линий и продуктивность сортолинейных гибридов гречихи

Поколение инбридинга	Гомостилия Гд1			Гомостилия Гд11		
	средняя степень переопыления, %	средняя продуктивность, % к стандарту		средняя степень переопыления, %	средняя продуктивность, % к стандарту	
		общая	зерновая		общая	зерновая
I <sub>0</sub>	72,4%	100,5%	105,7%	41,0%	90,1%	75,7%
I <sub>1</sub>	80,7%	97,9%	85,2%	31,3%	74,6%	77,7%
I <sub>2</sub>	70,0%	89,8%	93,1%	42,7%	97,5%	114,3%
I <sub>3</sub>	57,0%	88,0%	93,7%	43,5%	100,9%	103,9%
I <sub>4</sub>	72,5%	86,0%	125,9%	31,2%	77,0%	75,4%
I <sub>5</sub>	87,6%	101,7%	95,2%	67,8%	97,6%	105,2%
I <sub>6</sub>	50,8%	75,1%	74,4%	47,9%	94,5%	91,0%
I <sub>7</sub>	81,4%	120,8%	110,9%	41,4%	95,5%	95,6%
I <sub>8</sub>	-	-	-	55,6%	94,8%	96,4%

Не удалось выявить четкой связи между степенью гомозиготности линий и величиной переопыления пылью гетеростильного сорта. Для линий с геном гомостилии Гд11 отмечено увеличение степени переопыления в поздних поколениях инбридинга (I<sub>5</sub>- I<sub>8</sub>), однако оно может быть объяснено пониженной полевой всхожестью семян, образовавшихся в результате самоопыления.

Слабое влияние глубины инбридинга на склонность растений к переопылению свидетельствует о том, что аттрагирующая способность завязей многих линий не зависит от степени гомозиготности их генотипа. В эволюционном плане это явление является важнейшей преадаптацией, обеспечивающей возможность перехода от перекрестного опыления к самоопылению. В практическом плане это создает возможность для проведения селекции на высокую инбредную жизнеспособность методом массового отбора, что позволит существенно сократить затраты труда на получение самоопыленных линий. Кроме того, полученные данные свидетельствуют о возможности проведения отбора на повышение уборочного индекса с использованием самоопыления, что резко повысит эффективность такого отбора, т.к. позволит быстро «закреплять» лучшие генотипы.

#### 4.4 Продуктивность гомостильных популяций и линий второго цикла

Нами была изучена возможность отбора растений гречихи на повышенную устойчивость к инбредной депрессии. С этой целью мы отобрали из линий с геном гомостилии Гд11 и скрестили между собой 4 наиболее продуктивные линии I<sub>6</sub>. Эта «улучшенная» популяция (популяция 5) пересевалась в

1999-2001гг и ежегодно из неё для изучения урожайности отбирали массовым отбором отдельно длинностволчатые (Д), гомостильные (Гд) растения, а также смесь Д и Гд (Д+Гд) растений. Аналогичным образом пересевалась и исходная популяция (популяция 4). Полученные семена использовали для сравнения урожайности в конкурсном сортоиспытании. Семена Д растений являются результатом перекрестного опыления (гетерозисный вариант популяции), отборы Гд или Д+Гд растений давали потомство, полученное от частичного самоопыления.

Урожайность потомств от частичного самоопыления была существенно ниже, чем в гетерозисном варианте, у обеих популяций: инбредная депрессия урожайности потомств Гд+Д и Гд растений «исходной» популяции составила 0,30 и 0,47, «улучшенной» популяции – 0,22 и 0,39, соответственно (табл. 30).

Таблица 30 - Урожайность гомостильных популяций гречихи (среднее за 2000-2002гг)

Популяция	Полевая всхожесть семян, %	Выживаемость растений к уборке, %	Урожай биомассы, г/кв.м.	Средний урожай зерна	
				ц/га	% к стандарту
Молва (стандарт)	84,2	81,9	603	11,4	
«исходная» популяция					
МО Д	85,1	84,0	681	10,2	84,6
МО Гд+Д	77,8 (0,10)*	76,6 (0,08)	612 (0,10)	7,4 (0,30)	59,9
МО Гд	78,4 (0,09)	74,1 (0,11)	530 (0,22)	6,3 (0,47)	46,2
«улучшенная» популяция (Донор ККГ)					
МО Д	86,8	81,8	617	12,8	112,3
МО Гд+Д	82,6 (0,04)	76,7 (0,05)	585 (0,05)	10,7 (0,22)	86,4
МО Гд	80,0 (0,07)	74,4 (0,09)	542 (0,11)	8,6 (0,39)	67,4
НСР <sub>05</sub>	6,24	5,91	63,5		

\* в скобках указана величина инбредной депрессии ( $\delta$ ) относительно гетерозисного варианта (МО Д) данной популяции

Таким образом, снижение величины инбредной депрессии в результате проведенного цикла селекции было относительно небольшим, однако относительно сорта-стандарта урожайность отборов МО Д+Гд и МО Гд составила у «исходной» популяции 59,9% и 46,2%, у «улучшенной» популяции – 86,4% и 67,4%, соответственно. Таким образом, формирование из наиболее продуктивных инбредных линий двухкомпонентных (из Д и Гд растений) популяций гречихи позволяет обеспечить урожайность, приближающуюся к уровню лучших районированных гетеростильных сортов. В гетерозисном состоянии (МО Д) «исходная» популяция достоверно уступила по урожайности сорту-стандарту Молва как по урожаю биомассы, так и по урожаю зерна (табл. 4.6.2, 4.6.3), тогда как «улучшенная» популяция на протяжении всех трех лет изучения превосходила по урожайности стандарт, причем в течение двух лет

статистически достоверно. Её преимущество было обеспечено усилением оттока ассимилятов на формирование урожая зерна.

Явление такого длительно не затухающего гетерозиса успешно использовалось в селекции гречихи, однако условием высокой урожайности сортов-синтетиков является сохранение высокой гетерозиготности. Так, исследованиями А.Н.Соболева (1989) установлено, что формирование популяции менее, чем из 13-15 семей ведет к снижению её гетерозиготности и появлению признаков инбредной депрессии. В нашем опыте высокий урожай дала популяция, полученная в результате скрещивания лишь 4 линий.

Возможно, повышенная продуктивность линий, использованных для создания «улучшенной» популяции, обусловлена аккумуляцией в их генотипе комплекса благоприятных доминантных аллелей, объединение которых при гибридизации обеспечило более высокий уровень гетерозиса. Полученная «улучшенная» популяция, получившая название «Донор ККГ», была нами использована в селекции в качестве донора высокого длительно сохраняющегося гетерозиса.

#### **4.5 «Эволюционный» метод отбора на повышение устойчивости к инбридингу**

Получение и оценка продуктивности инбредных линий гречихи является весьма трудоёмким процессом. В то же время, успех работы требует проведения её в больших масштабах. Нами был разработан и применен метод «эволюционной» селекции на повышение устойчивости к инбредной депрессии: в результате скрещивания формы Гд11 с сортом Дикуль была получена гомостильная детерминантная популяция Дикуль-Гд11. После первого самоопыления семена Гд растений высевались в полевых условиях рядовым способом в смеси с семенами индетерминантного сорта Молва. Жесткая конкуренция с более высокорослыми индетерминантными растениями в условиях плотного ценоза должна была обеспечить выбраковку наиболее подверженных инбредной депрессии генотипов; наличие четкого морфологического маркера (детерминантный тип роста) обеспечивало выбраковку переопылившихся растений в потомстве. Следующим этапом был пересев потомств и отбор Д растений с целью снятия инбредной депрессии и рекомбинации благоприятных аллелей при переопылении. После этого следовал следующий цикл эволюционного отбора. Поскольку вектор отбора в таких условиях направлен на повышение общей мощности растений, на всех этапах отбирали растения с повышенным  $K_{\text{хоз}}$  и оптимальной архитектоникой растений (5-6 узлов в зоне ветвления стебля). Из полученной после пяти циклов эволюционного отбора популяции были заложены инбредные линии второго поколения, которые мы сравнили в полевых условиях с линиями из исходной популяции Дикуль-Гд11. В этом же опыте была оценена продуктивность линий второго поколения, полученных традиционным методом (на основе отбора и скрещивания наиболее продуктивных линий).



Установлено, что оба метода обеспечивают получение линий с повышенной устойчивостью к инбредной депрессии (табл. 31).

Таблица 31 - Кумулятивная инбредная депрессия ( $\delta$ ) линий I<sub>1</sub>, полученных различными методами (полевой опыт, 2003 г.)

Кумулятивная инбредная депрессия, рассчитанная с учетом	Линии, полученные путем оценки по продуктивности		Линии, полученные эволюционным отбором	
	линии исходной популяции	линии второго цикла	линии исходной популяции	линии второго цикла
депрессии урожая биомассы	0,610	0,464	0,638	0,331
депрессии урожая зерна	0,771	0,518	0,758	0,493

При использовании эволюционного отбора в наибольшей мере снизилась депрессия биомассы растений. Видимо, это обусловлено тем, что такой отбор в первую очередь направлен на повышение конкурентоспособности, т.е. общей мощности растений. Тем не менее, использование дополнительной оценки растений по величине  $K_{хоз}$  позволило повысить устойчивость линий к депрессии зерновой продуктивности. Изменение величины кумулятивной инбредной депрессии линий, полученных эволюционным отбором, было несколько большим, чем для линий, отобраных традиционным методом.

Созданная в результате проведенных отборов двухкомпонентная (Гд + Д) популяция получила наименование Дикуль-ККГ и была вовлечена в скрещивания с целью перевода на гетеростильную основу и проверки её пригодности как донора компенсационного комплекса генов в селекции гетеростильных сортов.

Таблица 32 - Урожайность популяции ДМ (Дикуль модифицированный) в конкурсном сортоиспытании. Среднее за 2004...2006гг.

Сорт	Продолжительность периодов, сут			Урожайность, т/га		$K_{хоз}$ , %
	вегетативного	генеративного	вегетационного	зерна	биомассы	
Дикуль (стандарт)	29,3	47,0	76,3	2,05	7,89	24,6
ДМ	30,3	47,3	77,7	2,17	8,20	26,7
НСР <sub>05</sub>				0,117		

Популяция Дикуль-ККГ была скрещена с исходным сортом Дикуль. Полученный гибрид (ДМ – Дикуль модифицированный) был размножен и в те-

чение 3 лет проходил конкурсное испытание, обеспечив достоверное превышение по урожайности над сортом Дикуль (табл. 32).

Таким образом, использование «эволюционного» отбора гомостильных растений обеспечивало быстрое накопление и закрепление нужных генотипов в потомстве.

#### 4.6. Использование инбридинга в селекции новых высокоурожайных сортов гречихи

##### Выведение среднеспелого сорта Диалог

При создании сорта Диалог решалась задача сочетания в одном генотипе крупнозёрности, детерминантного типа роста побегов, высокой урожайности, дружности созревания.

Нами была проведена серия отборов из гибрида (линия Ф55 х Гд11): в фазе уборочной спелости отбирали Гд растения с высоким  $K_{xoz}$  с последующим пересевом и отбором Д растений для снятия инбредной депрессии. Было проведено 3 цикла отбора. В результате  $K_{xoz}$  отселектированной популяции значительно повысился и стал достоверно превышать значение этого показателя у районированного сорта Молва (табл. 33). Эффективность отбора Д растений на повышение  $K_{xoz}$  была значительно ниже: отселектированная таким методом популяция имела  $K_{xoz}$  на уровне сорта-эталона Молва (табл. 33).

Отселектированная на высокий  $K_{xoz}$  популяция была скрещена с гетеростильной популяцией Д-13, которая отличалась мощным развитием, но не превосходила сорт-стандарт по урожаю зерна и  $K_{xoz}$  (табл. 34).

Таблица 33 - Эффективность отбора на повышение  $K_{xoz}$  в популяции (Линия Ф55 х Гд11)

Популяция	Урожай биомассы, г/делянку	Урожай зерна, г/делянку	$K_{xoz}$ , %
Отселектированная (МО Гд*)	329,0	112,7	35,9
Отселектированная (МО Д**)	321,7	104,3	32,4
Молва (стандарт)	328,1	104,5	31,9
НСР <sub>05</sub>	31,44	14,86	2,93

\* селекция проводилась путем отбора гомостильных растений (МО Гд)

\*\* селекция проводилась путем отбора длинностолбчатых растений (МО Д)

Таблица 34 - Урожайность сорта гречихи Диалог в конкурсном сортоиспытании (ВНИИЗБК, 2001г)

Сорт	Урожай биомассы, т/га	$K_{xoz}$ , %	Урожай зерна, т/га
Дикуль (стандарт)	7,21	19,4	1,51
Д-13	8,72	17,4	1,53
Д-13 улучшенный (Диалог)	7,58	23,3	1,82
НСР <sub>05</sub>	0,79	2,23	0,168

Скращивание этой популяции с популяцией Д-13 и последующая селекционная проработка на оптимальный габитус растений обеспечили создание популяции (получившей наименование «Д-13 улучшенный»), которая достоверно превзошла по урожаю зерна районированный детерминантный сорт Дикуль за счет превышения по  $K_{хоз}$  при меньшей биомассе (табл. 34). Эта популяция передана в 2005 году в Государственное сортоиспытание под названием Диалог. В конкурсном сортоиспытании в 2001-2005 гг сорт Диалог превзошел по урожайности сорт-стандарт Дикуль на 0,27 т/га, отличаясь уникальным сочетанием повышенной урожайности и укороченного вегетационного периода (созревает на 2-3 дня раньше стандарта).

По результатам Государственного сортоиспытания сорт Диалог с 2008 года допущен к использованию в Центральном, Центрально-Чернозёмном и Средне-Волжском регионах.

### **Выведение ультраскороспелого сорта гречихи Темп**

При выведении ультраскороспелого сорта Темп мы исходили из того, что единственным эффективным способом повышения скороспелости новых сортов гречихи является сокращение продолжительности генеративного периода (цветение – уборочная спелость). Поскольку время формирования плода у гречихи строго генетически детерминировано (20 – 22 дня), для сокращения генеративной фазы развития растений необходимо повышение энергии зацветания и дружности отцветания соцветий на растении.

Для повышения энергии зацветания побегов мы использовали мутацию детерминантного типа роста побегов. Для повышения дружности отцветания и созревания соцветий была использована межвидовая гибридизация с диким видом *F. homotropicum*. Особенностью дикого вида является быстрое отцветание соцветий, которое обусловлено пониженным числом цветков в соцветии. Установлено, что дикий вид передает этот признак при скрещивании с культурной гречихой (рис. 1).

Нами были получены гибриды между этим видом и перспективной линией Ф54, отселектированной на скороспелый габитус растений и высокий  $K_{хоз}$ . Полученная популяция требовала серьёзной селекционной проработки по ряду признаков: требовалось избавиться от свойственной дикому виду позднеспелости, мелкоплодности и замедленного ритма развития.

Для ускорения селекционного процесса и проведения селекции в массовых масштабах нами был применен метод «эволюционной» селекции: посев семян с растений межвидовых гибридов детерминантного морфотипа в смеси с семенами индетерминантного сорта Молва. В фазе «цветение + 30 дней» растения срезали и семена с них использовали для следующего цикла отбора.

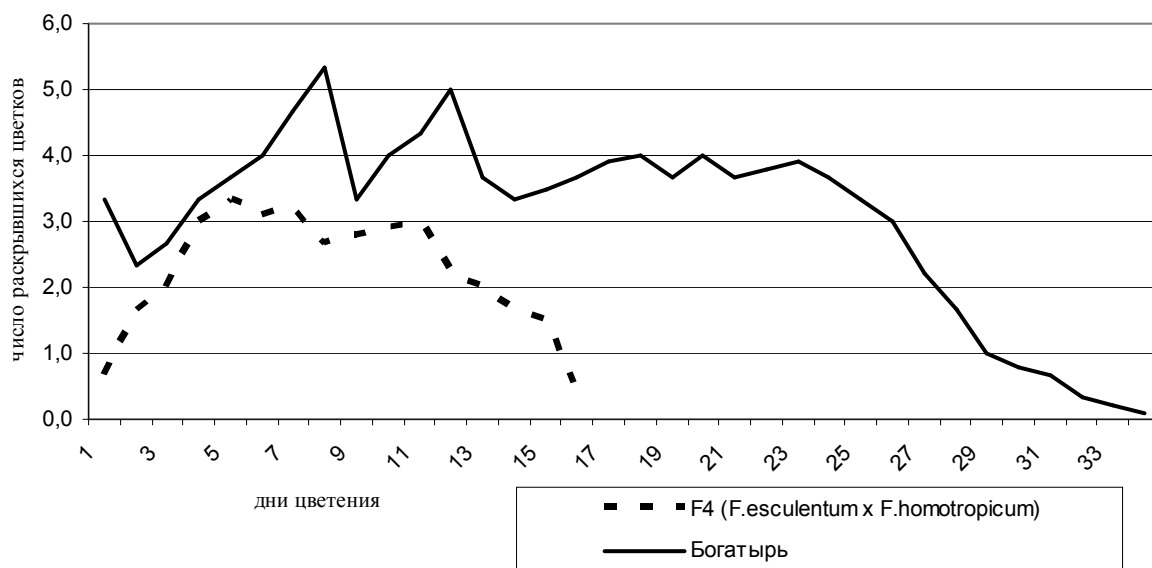


Рисунок 1 - Динамика цветения единичного соцветия межвидовых гибридов гречихи (среднее по 10 соцветиям), широкорядный посев, 1998г.

Наличие четкого морфологического маркера позволило выбраковывать переопылившиеся растения, а конкуренция с растениями гетеростильного сорта в условиях рядового посева в сочетании с ранней уборкой обеспечивала жесткий отбор на скороспелость и ускоренный ритм развития; самоопыление гомостильных растений обеспечивало быстрое накопление и закрепление нужных генотипов в потомстве и позволило работать методом массового отбора. В результате трёх циклов эволюционного отбора мы сформировали дружноотцветающую популяцию (популяция «ДО»), ритм развития растений которой был близок к ритму развития растений культурной гречихи. Продуктивность растений популяции ДО была на уровне сорта-стандарта Скороспелая 86 (табл. 35). В результате скрещивания её с гетеростильным метериалом была сформирована быстроотцветающая гетеростильная популяция БО 3-4.

Таблица 35 - Продуктивность межвидовых гибридов гречихи (широкорядный посев, 2004г)

Популяция	Биомасса, г/растение	Масса зерна, г/растение	К <sub>хоз</sub> , %
F <sub>4</sub> ( <i>F.esculentum</i> x <i>F.homotropicum</i> )	16,9	3,4	18,5
популяция ДО	17,7	5,1	28,8
популяция БО 3-4	16,8	5,3	27,3
Популяция «Донор ККГ» x БО 3-4	16,3	5,5	33,4
Скороспелая 86 (эталон)	18,5	5,1	25,2
НСР <sub>05</sub>	1,22	0,35	1,98

Для повышения продуктивности популяции БО 3-4 она была скрещена с популяцией «Донор ККГ». В расщепляющихся поколениях гибрида (Популяция «Донор ККГ» x Линия БО 3-4) был проведен отбор скороспелых бысроотцветающих детерминантных растений с высокой озерненностью и высокой выполненностью плодов. В результате была получена сортовая популяция, получившая название Темп.

В конкурсном сортоиспытании сорт Темп превзошел скороспелый сорт-стандарт Скороспелая 86 по урожайности (табл. 36), тогда как средняя урожайность популяции БО 3-4 (14,8 ц/га) достоверно не отличалась от уровня стандарта. Таким образом, скрещивание с популяцией «Донор ККГ» способствовало повышению урожайности полученного сорта Темп.

Таблица 36 - Характеристика сорта гречихи Темп в конкурсном сортоиспытании (ВНИИЗБК, 2004-2006 гг.)

Признак	Показатель	2004г	2005г	2006г	В среднем
Урожай зерна, ц/га	сорта	11,1	19,3	17,5	16,0
	± к ст.	+0,1	+1,7	+2,3	+1,4
	НСР <sub>05</sub>	2,06	1,68	2,16	
Вегетационный период, сут.	сорта	67	67	68	67,3
	± к ст.	-2	-2	-5	-3
K <sub>хоз</sub> , %	сорта	30,1	27,7	27,1	28,3
	± к ст.	+5,6	+5,7	+6,1	+5,8

Сорт Темп созревал в среднем на 3 дня раньше ультраскороспелого сорта-стандарта Скороспелая 86, что было обусловлено сокращением продолжительности генеративного периода. При этом потенциал ветвления растений этого сорта был значительно (на 1,7 узла) больше, чем у стандарта (табл. 37).

Таблица 37 - Архитектоника растений скороспелых сортов гречихи (широко-рядный посев, 2006г.)

Сорт	Среднее число вегетативных узлов, шт		Метамерийная формула сорта
	на стебле	на растении	
Темп	4,2	10,9	4,2+1,5+2,0+1,8+1,2+0,2
Скороспелая 86 (стандарт)	4,1	9,2	4,1+1,1+1,6+1,7+0,6+0,1

Таким образом, использование межвидовой гибридизации и инбридинга позволяет перейти на качественно новый уровень в селекции гречихи. В частности, при создании ультраскороспелых сортов возможно повышение урожайности при сокращении продолжительности вегетации.

## ВЫВОДЫ

1. Метамерийная архитектура растения, сорта - интегральный морфогенетический показатель, характеризующий размеры, количество, пространственную локализацию и ритм образования побегов, а также продолжительность вегетации и потенциал продуктивности растения, сорта. Метамерами, наиболее полно характеризующими продукционные свойства растения гречихи, являются вегетативные и генеративные узлы, как показатели развития донорной (ассимилирующей) и акцепторной (потребляющей) систем растения. Количество их определяет потенциал продуктивности растения (биомассу), а их соотношение – степень оттока ассимилятов в зерно (уборочный индекс), то есть характеризует донорно-акцепторные отношения у селективируемых образцов

2. Адаптивные реакции на воздействие почвенно-климатических факторов у растений локальных популяций восточноевропейской части ареала гречихи выражены слабо. Расширение нормы реакции достигается на уровне популяции благодаря наличию генетически контролируемого полиморфизма по числу метамеров зоны ветвления стебля (ЗВС) и, соответственно, ритму развития. В регионах восточноевропейской части ареала адаптивную норму характеризуют 1-3 модальных ЗВС-морфотипа. Морфотипы, занимающие краевые места в ЗВС-ряду, играют страховую роль на случай резких изменений условий среды.

3. С приближением локальных популяций к широте, близкой к северным границам земледелия, в адаптивные механизмы вида была вовлечена система ветвления ветвей: в северных популяциях отмечено накопление мутантного аллеля *lsb* (limited secondary branching), который вызывает редукцию числа вегетативных узлов на ветвях первого порядка (явление «ограниченного ветвления»). Таким образом, совершенствование архитектуры растений расширило приспособительные возможности вида.

4. Прогресс селекции гречихи на урожайность в рамках оптимального вегетационного периода обусловлен повышением потенциала ветвления за счет совершенствования метамерийной архитектуры растений. У индетерминантных сортов Есень, Баллада и Молва это достигнуто путём сочетания частичной редукции вегетативной сферы на верхних ветвях с увеличением числа вегетативных узлов на стебле и растении в целом.

5. Селекция детерминантных сортов сопровождалась ещё более заметным увеличением потенциала ветвления растений (до 16,5 – 17,9 узлов против 11,7 узлов у сорта Богатырь). Это обусловлено генетической детерминацией роста, обеспечивающей относительную короткостебельность, повышенную устойчивость к полеганию и толерантность к загущению, что усилило роль в продукционном процессе ветвей нижних ярусов.

6. Редукция числа вегетативных узлов на верхних ветвях под действием аллеля *lsb* сопровождается повышением энергии цветения, скороспелости и уборочного индекса, но снижает потенциал ветвления и продуктивность растений. В то же время, ограниченно ветвящиеся растения лучше реализуют свой потенциал продуктивности при увеличении густоты стояния, чем нор-

мально ветвящиеся растений (т.е. проявляют более высокую толерантность к загущению).

7. Число узлов в ЗВС достоверно коррелирует с продолжительностью вегетативного, а ограниченное ветвление – генеративного периода. Установлено отсутствие корреляции признаков «число узлов в зоне ветвления стебля» и «ограниченное ветвление», что позволяет варьировать в целях селекции продолжительность межфазных периодов путем изменения архитектоники растений.

8. Селекция высокоурожайных детерминантных сортов должна вестись путём совмещения в популяции высокой энергии цветения и плодообразования с повышенным потенциалом ветвления растений за счет частичной редукции зоны ветвления на верхних ветвях у морфотипов с повышенным числом узлов в зоне ветвления стебля.

9. Установлена возможность увеличения числа соцветий на побегах у детерминантных сортов гречихи селекционным путем. Явление представляет научный и практический интерес как пример функционирования у гречихи естественных микроэволюционных процессов. Морфотипы с увеличенным числом соцветий характеризуются повышенной общей и семенной продуктивностью,  $K_{хоз}$  и толерантностью к загущению. Усиление репродуктивной зоны побегов рассматривается как перспективный прием в селекции сортов детерминантного морфотипа на урожайность.

10. Автогамный вид *F. homotropicum* перспективен для использования в селекции гречихи в качестве донора ряда важнейших признаков, прежде всего самофертильности и устойчивости к инбредной депрессии. Линии, несущие ген гомостилии дикого вида, в большей степени склонны к самоопылению, а также отличаются более высокой устойчивостью к инбредной депрессии, чем линии с геном гомостилии формы Гд1.

11. Самоопыление межвидовых гибридов гречихи в комбинации *F. esculentum* × *F. homotropicum* сопровождается усилением формообразовательного процесса. Возможно, это способствует поддержанию их гетерозиготности и выживаемости при глубоком инбридинге. Выделены неизвестные ранее мутации *tepal-like bract*, *articulation*, *determinant floret cluster*.

12. Конкуренция завязей за ассимиляты не зависит от степени гомозиготности их генотипа. Это обеспечивает возможность проведения самоопыления и отбора по признакам, в слабой степени подверженным инбредной депрессии, без изоляции растений. Возможен отбор благоприятных комбинаций генов, усиливающих отток ассимилятов в зерно (повышение  $K_{хоз}$ ). Разработан метод «эволюционного» отбора на повышение устойчивости к инбредной депрессии.

13. Скрещивание инбредных линий и популяций с гетеростильными растениями обеспечивает восстановление их продуктивности до уровня гетеростильных сортов. Для скрещивания рекомендуется использовать потомства короткостолбчатых растений, в которых проявляется наиболее сильный гетерозис по локусу гетеростилии (имеется «благоприятный шлейф генов»). Установлена перспективность использования в скрещиваниях линий и популя-

ций гречихи с повышенной устойчивостью к инбридингу для получения длительно сохраняющегося гетерозиса.

14. Использование инбридинга в селекции гречихи обеспечивает создание нового высокопродуктивного исходного материала, на основе которого нами получен районированный среднеспелый сорт гречихи Диалог и ультраскороспелый сорт Темп, проходящий Государственное сортоиспытание.

## **РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ И ПРОИЗВОДСТВА**

Для повышения эффективности селекционного процесса рекомендуется применять в качестве системного признака, характеризующего биологическую и хозяйственную продуктивность, показатель «метамерийная архитектура растения (сорта)».

Рекомендуется использовать вид *Fagopyrum homotropicum* в качестве донора самофертильности, устойчивости к инбредной депрессии и сниженной ремонтантности для перекрестноопыляющейся культурной гречихи.

В селекции высокоурожайных детерминантных сортов (аллель *d*) перспективным направлением является отбор морфотипов с увеличенным (до 4-5) числом соцветий на стебле.

Для повышения и стабилизации сборов зерна гречихи необходимо расширить долю новых высокоурожайных детерминантных сортов селекции ВНИИЗБК Девятка, Диалог, Темп, взаимодополняющих друг друга по продолжительности вегетационного периода.

## **СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

### **I. В журналах, рекомендованных ВАК РФ**

1. Фесенко, А.Н. Оценка экологической пластичности и стабильности формирования урожайности зерна у сортов гречихи / А.П. Лаханов, З.И. Глазова, А.Н. Фесенко // Доклады РАСХН.- 2001.- №1.- С.6-9.

2. Фесенко, А.Н. Использование межвидовой гибридизации в селекции гречихи посевной / А.Н. Фесенко, Н.Н. Фесенко // Доклады РАСХН.- 2002.- №5.- С.11-13.

3. Фесенко, А.Н. Возможности применения метода клонального микро-размножения *in vitro* в селекции гречихи / Г.Н. Суворова, А.Н. Фесенко, М.А. Фесенко // Достижения науки и техники АПК.- 2003.- №10.- С.46-47.

4. Фесенко, А.Н. Продукционные свойства морфобиотипов гречихи с различной архитектурой вегетативной зоны ветвей / А.Н. Фесенко, Н.В. Фесенко // Доклады РАСХН.- 2004.- №3.- С.6-8.

5. Фесенко, А.Н. Участие гена *TERPAL-LIKE BRAC1 (TLB)* в определении границы между брактями и околоцветником у *Fagopyrum esculentum* Moench. / А.Н. Фесенко, И.Н. Фесенко, М.Д. Логачева, А.А. Пенин // Генетика.- 2005.-Т.41.- №12.- С.1644-1649.



6. Фесенко, А.Н. Влияние локуса *LIMITED SECONDARY BRANCHING (LSB)* на развитие репродуктивной системы и продуктивность растений гречихи // А.Н. Фесенко, Н.Н. Фесенко / Доклады РАСХН.- 2006.- №3.- С.4-6.

7. Фесенко, А.Н. Влияние биорегуляторов на морфофизиологические показатели и структуру урожая растений гречихи разных сортов / Н.С. Ковальчук, Т.И. Куликова, Л.Д. Прусакова, А.Н. Фесенко // Агротехника.- 2006.- №9.- С.46-51.

8. Фесенко, А.Н. Морфогенез репродуктивной зоны побегов у детерминантных сортов гречихи / А.Н. Фесенко, О.А. Шипулин, Н.В. Фесенко // Аграрная наука.- 2007.- №4.- С.14-15.

9. Фесенко, А.Н. Использование межвидовой гибридизации для повышения устойчивости гречихи к инбридингу / А.Н. Фесенко // Доклады РАСХН.- 2007.- №2.- С.9-11.

10. Фесенко, А.Н. Полиморфизм районированных сортов гречихи обыкновенной, выявляемый электрофорезом белков семян / Т.Н. Лазарева, Н.Е. Павловская, И.Н. Фесенко, А.Н. Фесенко // Доклады РАСХН.- 2007.- № 6.- С. 14-15.

11. Fesenko, A.N. Genetic and morphological analysis of floral homeotic mutants *tepal-like bract* and *fagopyrum apetala* of *Fagopyrum esculentum* / M.D. Logacheva, I.N. Fesenko, A.N. Fesenko, A.A. Penin // Botany.- 2008.- Vol.86.- P. 367-375

12. Фесенко, А.Н. Перспективы селекции гомостильных популяций гречихи / А.Н. Фесенко, И.А. Гуринович, Н.В. Фесенко // Аграрная наука.- 2008.- №3.- С. 10-12.

13. Фесенко, А.Н. Редукция вегетативной системы как интегральный фактор селекции гречихи / А.Н. Фесенко, Н.В. Фесенко, О.А. Шипулин // Доклады РАСХН.- 2008.- №5.- С. 10-13.

## **II. Авторские свидетельства и патенты.**

14. А.с. 37384 Гречиха Девятка / Мартыненко Г.Е., Фесенко Н.В., Фесенко А.Н., Гуринович И.А., Герасименко В.Г., Шахов Н.Ф. - № 9811618; заявл. 04.12.2001

15. Способ отбора растений гречихи по комплексу признаков : пат. 2226818 Рос. Федерация : МПК7 А 01 Н 1/04 / Суворова Г.Н., Фесенко А.Н., Фесенко Н.В., Фесенко М.А. ; заявитель и патентообладатель ВНИИ зернобобовых и крупяных культур. - № 2003112074 ; заявл. 24.04.2003 ; опубл. 20.04.2004 Бюл. № 11.

16. Гречиха *Fagopyrum esculentum* Moench Девятка : пат. 2416 Рос. Федерация / Мартыненко Г.Е., Фесенко Н.В., Фесенко А.Н., Гуринович И.А., Герасименко В.Г., Шахов Н.Ф. ; заявитель и патентообладатель ВНИИ зернобобовых и крупяных культур. - № 9811618 ; заявл. 04.12.2001.

17. Гречиха *Fagopyrum esculentum* Moench Диалог : пат. 4568 Рос. Федерация / Фесенко А.Н., Фесенко Н.В., Фесенко Н.Н., Мартыненко Г.Е., Шахов Н.Ф., Мазалов В.И., Ефремова И.П. ; заявитель и патентообладатель ВНИИ зернобобовых и крупяных культур. - № 9463916 ; заявл. 01.12.2005.

### III. Монографии и рекомендации

18. Морфофизиология и продукционный процесс гречихи/ Лаханов А.П., Коломейченко В.В., Фесенко Н.В., Наполова Г.В., Музалевская Р.С., Савкин В.И., Фесенко А.Н.- Орел, 2004.- 435с.

19. Частная селекция и генетика полевых культур в Сибири : учеб. / Су-рин Н.А., Ляхова Н.Е., Пушкина Г.А., Лисунова С.И., Колчанов В.В., Фесенко А.Н. [и др.]; под общ. ред. Н.А.Сурина.- Красноярск, 2006.- 500 с.

20. Фесенко А.Н., Фесенко Н.В., Мартыненко Г.Е., Шипулин О.А. Морфогенетический метод селекции гречихи (методические рекомендации)// М., 2008.- 24с.

### IV. Другие издания.

21. Fesenko, A.N. Some genetic peculiarities of reproductive system of wild relatives of common buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench / N.N. Fesenko, A.N. Fesenko, O. Ohnishi // Proc. VII Int.Symp. on Buckwheat (August 12-14, 1998, Winnipeg, Manitoba, Canada).- Part VI.- P.32-35.

22. Фесенко, А.Н. К вопросу об особенностях изменения архитектоники растений гречихи в результате окультуривания / А.Н. Фесенко, Н.Н. Фесенко // Биологический и экономический потенциал зернобобовых, крупяных культур и пути его реализации.- Орел, 1999.- С.239-245.

23. Фесенко, А.Н. О самосовместимости растений, несущих ген гомостилии *Fagopyrum homotropicum* в популяциях с разным пыльцевым режимом / А.Н. Фесенко, Н.Н. Фесенко // Вопросы физиологии, селекции и технологии возделывания сельскохозяйственных культур.- Орел: Орелиздат, 2001.- С.93-96.

24. Fesenko, A.N. The mutagenic effect of interspecific hybridization in buckwheat: analysis of inbred lines and inheritance of some new mutations useful for breeding / A.N. Fesenko, N.N. Fesenko, I.A. Gurinovich // Proceedings of the VIII international symposium on buckwheat (August 30 – September 2, 2001).- Chunchon, Korea.- Part 1.- P. 444-449.

25. Фесенко, А.Н. О роли морфогенетических процессов в адаптации гречихи / Н.В. Фесенко, А.Н. Фесенко // Аграрная Россия, 2002. -№1.- С.64-67.

26. Фесенко, А.Н. Динамика зацветания растений гречихи детерминантного типа / А.Н. Фесенко, Н.В. Фесенко, И.А. Гуринович, М.А. Фесенко // Пути повышения эффективности сельскохозяйственной науки.- Орел, 2003.- С.315-324.

27. Фесенко, А.Н. Морфобиологические особенности диких видов гречихи и гибридов с их участием / А.Н. Фесенко // Физиологические аспекты продуктивности растений.- Ч.1.- Орел, 2004.- С. 228-233.

28. Фесенко, А.Н. Особенности динамики цветения модельных сортов гречихи / А.Н. Фесенко, М.А. Фесенко // Физиологические аспекты продуктивности растений.- Ч.2.- Орел, 2004.- С.218-224.

29. Фесенко, А.Н. Создание и внедрение в производство перспективных сортов гречихи с высокими технологическими свойствами зерна / А.Н. Фесенко // Научное обеспечение производства зерна в России. (матер. научно-практ. конф. «Научное обеспечение производства продовольственного зерна,

зернофуражных, крупяных культур и кормового белка», Зеленоград, 17-21 июня 2003г.).- Москва, Зеленоград, 2004.- С.281-285.

30. Fesenko, A.N. Use of blocked branching form in buckwheat breeding / A.N. Fesenko, N.V. Fesenko // Proceedings of the IX international symposium on buckwheat (August 18 – 22, 2004).- Prague.- Czech Republic.- P. 207-211.

31. Fesenko, A.N. Study of homeotic mutation *Atl* in buckwheat, and some reflections about origin and evolution of inflorescence / A.N. Fesenko, I.N. Fesenko, L.V. Golyshkin, N.V. Fesenko // Proceedings of the IX international symposium on buckwheat (August 18 – 22, 2004).- Prague.- Czech Republic.- P.407-411.

32. Фесенко, А.Н. Ценотические особенности мутантных морфотипов гречихи / А.Н. Фесенко, Н.В. Фесенко // Роль современных сортов и технологий в сельскохозяйственном производстве.- Орел: изд-во ОрелГАУ, 2005.- С.143-148.

33. Фесенко, А.Н. О роли структуры вегетативной зоны побегов в продукционных свойствах сортов гречихи / А.Н. Фесенко, О.А. Шипулин, Н.В. Фесенко // НТБ ВНИИЗБК.- Вып. 43.- 2005.- С. 23-27.

34. Фесенко, А.Н. О перспективах использования в селекции на гетерозис самоопыленных линий гречихи, несущих ген гомостилии *F.homotropicum* / А.Н. Фесенко, И.А. Гуринович, Н.Н. Фесенко // Пути повышения устойчивости сельскохозяйственного производства в современных условиях.-Орел, 2005.- С.117-121.

35. Фесенко, А.Н. Влияние гетерозиготности по типу цветка на продуктивность растений гречихи / А.Н. Фесенко, Н.Н. Фесенко, И.А. Гуринович // Регуляция продукционного процесса сельскохозяйственных растений: матер. всерос. науч.-практ. конф., посвящ. памяти проф. Анатолия Петровича Лаханова (окт. 2005г., г.Орел, ВНИИЗБК). [Под ред. д-ра с.-х. наук В.И.Зотикова].- Орел, 2006.- Ч.2.- С.95-100.

36. Фесенко, А.Н. Сравнительный анализ инбредной депрессии различных гомостильных форм гречихи / А.Н. Фесенко, И.А. Гуринович, Н.Н. Фесенко, Е.В. Кирсанова // Актуальные проблемы развития современного с.-х. производства (Матер. Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию Шатиловской СХОС).- Орел, ФГОУ ВПО ОрелГАУ.- 2006.- С.163-169.

37. Фесенко, А.Н. Использование самоопыления в селекции гречихи на высокую урожайность и качество зерна / А.Н. Фесенко, Н.В. Фесенко, Н.Н. Фесенко, Г.Е. Мартыненко, В.И. Мазалов // Сб. науч.-исслед. работ «110 лет Шатиловской сельскохозяйственной опытной станции (1896-2006)».- Орел, 2006.- С.88-95.

38. Фесенко, А.Н. Роль морфогенеза в адаптации гречихи посевной к условиям восточно-европейской части её ареала / А.Н. Фесенко, Н.В. Фесенко // Повышение устойчивости производства сельскохозяйственных культур в современных условиях: Сборник научных материалов.- Орел: ПФ «Картуш», 2008.- С.168-181.

39. Фесенко, А.Н. Адаптивная роль аллеля *lsb* и использование его в селекции гречихи / А.Н. Фесенко, Н.В. Фесенко // Роль новых направлений селекции в повышении эффективности растениеводства: [сборник]. Материалы

Всероссийской научно-практической конференции.- Орел: Изд-во ОрелГАУ, 2009.- С. 3-9.

40. Фесенко, А.Н. Новые методы создания скороспелых сортов гречихи / Н.В. Фесенко, А.Н. Фесенко, И.Н. Фесенко, Г.Е. Мартыненко, З.Р. Цуканова, И.П. Анисимов, И.А. Гуринович // Вестник ОрелГАУ.- 2009.- №3.- С.26-29.